

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ

Коренюк И.И., Колотилова О.И.

Настоящая работа представляет собой обзор данных литературы и результатов собственных исследований, посвященных структурно-функциональной организации интегративной деятельности теменной ассоциативной коры (поля 5 и 7).

Ключевые слова: теменная ассоциативная кора, нейроны входа, выхода и интернейроны внутрикорковых нейронных цепей, конвергенция.

ТОПОГРАФИЯ И ЦИТОАРХИТЕКТНИКА ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ ОБЛАСТИ НЕОКОРТЕКСА

Ассоциативные (полисенсорные) области неокортекса, к которым относятся теменная, перикруциатная и орбитофронтальная зоны, являются высшими интегративными центрами больших полушарий головного мозга. Степень развития этих областей коррелирует с филогенетическим статусом вида [1, 2] и в ряду млекопитающих они претерпевают наиболее интенсивное развитие [2]. В филогенетическом ряду ассоциативная система впервые появляется у насекомых [3]. У крыс ассоциативная кора еще слабо дифференцирована [2]. Некоторые авторы считают, что далее у кроликов в неокортексе ассоциативная зона отсутствует и ассоциативную функцию выполняют полисенсорные нейроны первой соматической зоны [4].

У кошек к ассоциативной коре относят передний, средний и задний отделы средней части супрасильвиевой извилины, латеральную извилину (поля 5 и 7) и перекруциатную (моторную) кору – поля 4 и 6 [5 – 9]. Кроме того, к ассоциативной коре относят прореальную извилину – поле 8 [10] и орбитальную кору – поле 12 [11]. Однако, собственно теменная ассоциативная область (ТАО) включает в себя цитоархитектонические поля 5 и 7 [12 – 14].

Наибольшего развития и дифференцировки ТАО достигает у приматов и в целом занимает значительную площадь – 8,4% всей коры. В верхней теменной области существенно увеличивается площадь поля 7, более высоко организованного, чем поле 5 [15, 16].

В процессе филогенетического развития неокортекса дифференцируется нейронная организация ассоциативных полей, изменяется тип синаптических связей их нейронов, развивается шипиковый аппарат дендритов [2, 17, 18].

У кошек поле 5 в основном занимает переднюю и ростральную треть средней супрасильвиевой извилины, а поле 7 лежит каудальнее, вплоть до задней части супрасильвиевой извилины [12]. Граница, разделяющая корковые поля, проходит в плоскости фронтального плана А8 [14]. Следует, однако, отметить, что границы

ТАО у кошек, установленные разными исследователями по цитоархитектоническим характеристикам области [12, 13], несколько не совпадают, как не совпадают в деталях и представления о топографии ТАО, сформулированные на основании регистрации ассоциативных ответов (АО) [19–22].

В общих чертах цитоархитектоника ТАО может быть охарактеризована следующим образом. Слой I состоит в основном из волокнистых структур. Ширина его колеблется от 180 до 280 мкм [23]. Нервные элементы здесь встречаются крайне редко и по форме близки к горизонтальным клеткам [24–26]. В этом слое хорошо прослеживаются тангенсиальные волокна, образованные разветвлениями апикальных дендритов более глубоких слоев [27].

Слой II – густоклеточный, его нижняя граница выражена плохо. В связи с этим данные разных авторов, касающиеся оценки ширины II слоя колеблются от 75 [28, 29] до 280 мкм [23]. В верхней части слоя располагаются самые мелкие пирамидные нейроны размером 8-10 мкм, а в нижней – средних размеров – 17-11 мкм [24, 27]. Апикальные дендриты большого диаметра, а аксоны немиелинизированы и ориентированы горизонтально [26].

Толщина слоя III составляет 400-460 мкм [27]. В этом слое, наряду с нейронами средних размеров, встречаются и более крупные пирамидные клетки размерами 20*40 – 30*50 мкм [18, 27]. Апикальные дендриты этих нейронов ветвятся в пределах слоев III и II, а терминальные ветвления достигают слоя I [24]. Имеется тенденция объединения нейронов III и II слоев в группы из 3-8 крупных и средних пирамидных клеток, апикальные дендриты которых также сближены. Аксоны клеток такой группы идут в нижележащие слои одним пучком, отдавая возвратные коллатерали. На апикальных дендритах таких клеток имеются окончания аксонов звездчатых нейронов слоев II и III [24]. В этом слое, наряду с большим числом немиелинизированных параллельных аксонов, часто обнаруживаются миелинизированные волокна [26].

Во II и I слоях ТАО обнаружено много короткоаксонных нейронов: звездчатые нервные клетки с радиально расходящимися дендритами, веретенообразные и паукообразные звездчатые клетки, которые часто расположены между группами пирамидных нейронов [24, 27]. Считают, что по крайней мере часть таких клеток является тормозящими нейронами неокортекса [30]. Соотношение пирамидных клеток составляет приблизительно 2:1. Особенно много пирамидных нейронов обнаруживается во II и III слоях [31].

В слое IV, ширина которого по данным разных авторов колеблется от 140 до 300 мкм [23], обнаруживаются беспорядочно расположенные правильно ориентированные и перевернутые пирамидные клетки мелких и средних размеров. Различные звездчатые нейроны в этом слое более многочисленны, чем в других слоях [24]. В данном слое возрастает число миелинизированных аксонов, которые здесь разветвляются [26].

Ширина слоя V, по данным измерений разных авторов, составляет 312-489 мкм [23]. В слое V располагаются средние и крупные (40*25 мкм), а также гигантские (23-36 * 70 мкм) пирамидные клетки, собранные в упорядоченные группы из трех-шести клеток [18, 25, 27], апикальные дендриты этих нейронов пересекают все

вышележащие слои, где с ними контактируют аксоны, принадлежащие разным нейронам. Кроме пирамидных нейронов, в состав групп входят также паукообразные, звездчатые клетки, локализующиеся как в этом же слое вблизи тел пирамидных клеток, так и по ходу апикальных дендритов [24]. Аксоны пирамидных клеток уходят в белое вещество (БВ) отдавая вблизи тел длинные горизонтальные коллатерали, оканчивающиеся на других пирамидных клетках. Количество крупных миелинизированных аксонов в данном слое увеличивается [26]. Полагают, что группы нейронов V слоя вместе с группами нейронов III и II слоев формируют в ТАО кошек образования, которые можно рассматривать как аналоги вертикальных колонок в ТАО обезьян [32], эти колонки образуют пространственные модули [30, 33 – 36].

Ширина VI слоя колеблется в пределах 460-832 мкм [23]. В этом слое наблюдается беспорядочное залегание пирамидных и веретенообразных нейронов, отдающих свои аксоны в БВ, а также короткоаксонные нервные клетки [27], которые, как и обычные пирамидные нейроны, являются эфферентными элементами коры. Обращает на себя внимание большое число миелинизированных волокон в этом слое [26].

Расхождения, касающиеся данных о ширине коры в целом и каждого слоя в отдельности, обусловлены, по-видимому, различными способами обработки нервной ткани. Так, общая ширина коры поля 5 при различных методах фиксации по данным разных авторов, составляет от 1440-1550 [18, 27] до 2070-2126 мкм [23]. Вычисления, проведенные с учетом степени уплотнения нервной ткани, свидетельствуют, что ширина нативной коры поля 5 составляет 2325 мкм [23].

Электронномикроскопические исследования показывают, что терминали афферентов во всех слоях ТАО формируют, главным образом, аксонодендритные синапсы; выявлено большое количество касательных контактов, а аксосоматические межнейронные связи встречаются реже [17, 26]. Несмотря на сравнительно малое число аксосоматических контактов, поскольку они локализованы на теле нейрона или даже на аксонном холмике [37], могут оказывать на нейрон быстрое и мощное возбуждающее или тормозящее действие [38]. В 1 мм² коры поля 5 находится около 50000 нейронов и на каждом в среднем приходится 6500 синапсов. Среди которых 900 (13,5 %) являются тормозящими. Причем, значительная часть тормозящих синапсов расположены на соме нейрона, аксоном холмике и крупных дендритах [39]. На основании того, что в изолированном участке ТАО сохраняется около 70% синапсов сделан вывод, что в данной области неокортекса преобладают связи, образованные внутрикорковыми нейронами [40].

Таким образом, для ТАО неокортекса характерно наличие большого числа разнообразных по размеру пирамидных и непиримидных нервных клеток. Кроме того, характерной чертой ТАО является также преобладание аксонодендритных контактов, расположенных на мелких и средних дендритах [27], что обеспечивает возможность эффективной интеграции афферентных сигналов, поступающих в эту зону коры из различных образований головного мозга. Особенностью поля 5 является также наличие в слоях V, III и II четко выраженных групп нейронов. Такие микрогруппы содержат от трех до девяти нейронов разных размеров и типов. Связи между нейронами, входящими в состав таких групп, осуществляются отростками этих

же нервных клеток и обеспечивают во II и III слоях замыкание корково-корковых, а в слое V слое – подкорково-корковых связей [24]. Упомянутые группы нервных клеток отождествляют с колонками, описанными в других областях коры. Такая популяция корковых нейронов рассматривается как «локальная корковая микросистема» способная выполнять функции вход-выход значительной сложности [32].

Однако интегративные функции ТАО обеспечиваются не только сложностью и разнообразием цитоархитектонического строения этой области неокортекса, но и внутренними и внешними связями ее нейронов. Объединение нейронов внутри ТАО достигается за счет разветвления аксонов звездчатых клеток, возвратных коллатералей аксонов эфферентных нейронов и формирования многочисленных дендро-дендритных контактов [9]. Рассмотрению внешних связей ТАО, которые необходимы для ее нормального функционирования, посвящен следующий раздел настоящего обзора.

Афферентные связи теменной коры. Источником афферентных входов ТАО служат многие образования головного мозга. На основании изучения закономерностей распределения нейронов, меченных пероксидазой хрена после инъекции фермента в поля 5 и 7, сделан вывод, что нейроны – источники таламических проекций в ТАО локализуются главным образом в латеральных заднем (LP) и дорсальном (LD) ядрах таламуса и подушке. Эти ядра получают входы от восходящих специфических афферентных систем и, в свою очередь? образуют мощные двусторонние связи между собой [5, 39, 41, 42]. Эти ассоциативные ядра и их корковые проекции в ТАО, как уже указывалось, составляют таламопариетальную ассоциативную систему [3].

По мнению ряда авторов, проекции ассоциативных таламических ядер в ТАО имеют каудоростральную организацию: поле 5 получает волокна от ростральной части LP и в меньшей мере от LD; поле 7 – преимущественно от LD и ростральной части подушечного ядра [43]. Наиболее мощные проекции от LP направляются в каудальную часть поля 7. С ростральным участком поля 7 и задней половиной поля 5 связи LP выражены меньше [6]. Проекция от LD к ТАО берет свое начало от наружной половины этого ядра. Проекция к ТАО от подушечного ядра обнаруживаются преимущественно в пограничной зоне полей 5 и 7. Причем в поле 7 наблюдается перекрытие проекций от подушечного и LP ядер. Окончания аксонов нейронов ассоциативных ядер LP и LD в основном сосредоточены в III и IV слоях ТАО [5, 41], а от подушечного – распределены диффузно по всему поперечнику коры, но наиболее плотно представлены в III и V слоях [6].

Данные морфологических исследований о наличии прямых проекций из ассоциативных ядер таламуса в ТАО подтверждаются результатами анализа скрытых периодов (СП), вызванных потенциалов (ВП) и импульсных ответов отдельных нейронов ТАО в ответ на электрическую стимуляцию этих таламических структур [44, 45, 46]. При этом показано, что наиболее коротколатентные (0,7-2,7 мс) и высокоамплитудные ВП в случае стимуляции LD регистрируются в поле 7, а связи этого ядра с полем 5 выражены гораздо слабее, чем у LP [44]. Более того, при

микроэлектродных исследованиях выявлено, что моносинаптические влияния от LP испытывают не только интернейроны корковых цепей ТАО, но и нейроны выхода [46].

При послонной регистрации суммарного ответа обнаружена реверсия компонентов таких ВП на глубине 1000-1600 мкм от пиальной поверхности. Таким образом, его происхождение связано с возбуждением нервных элементов средних и нижних слоев ТАО. Тот факт, что некоторые компоненты ВП воспроизводятся даже при частоте стимуляции ассоциативных ядер 180 с^{-1} , также рассматривается как свидетельство наличия прямых проекций этих ядер в ТАО [45, 46].

Морфологические исследования показали, что в ТАО поступают таламокортикальные волокна не только ассоциативных, но и неспецифических и специфических ядер таламуса. Так, в этой области неокортекса обнаружены дегенеративные терминалы после разрушения центрального латерального и вентромедиального ядер. Есть указания, что к ТАО посылает афференты и срединный центр [33, 47]. Однако, у других исследователей, наличие таких связей вызывает сомнение [48]. Прямые проекции неспецифических ядер интраламинарной группы, обнаруженные в последнее время с помощью метода мечения нейронов пероксидазой хрена [49] подтверждаются регистрацией коротколатентных ВП (СП первичной позитивности 1,2 мс) [50] и антидромных разрядов отдельных нейронов этих ядер в ответ на стимуляцию ТАО [46].

Помимо вышеуказанных прямых таламических проекций к ТАО в данной области установлены окончания и от несенсорных релейных ядер. В частности, такие связи от передней группы ядер таламуса показаны в морфологических [18, 49, 51] и подтверждены в электрофизиологических исследованиях [46, 52]. После инъекции пероксидазы хрена в ТАО выявлены меченые нейроны в моторных релейных ядрах таламуса – вентральных латеральном и переднем, которые входят в составocerebello-таламо-кортикального пути, участвующего в координации двигательной активности [42].

Данные о прямых проекциях в ТАО специфических ядер таламуса неоднозначны. В ранних работах было обнаружено некоторое количество дегенерированных терминалей после разрушения релейных ядер лишь в участках ТАО, пограничных с соответствующими сенсорными зонами [43], а в остальной части ТАО дегенерирующие волокна отсутствовали. В более детальных работах путем изучения прямой аксонной дегенерации и регистрации антидромных и коротколатентных ортодромных разрядов нейронов соответственно в таламусе и ТАО, в данной области коры показаны проекции дорсального ядра наружного коленчатого тела [6, 53 – 55], внутреннего коленчатого тела [49, 56] и вентропостеролатерального ядра [6, 51, 57, 58]. При электрической стимуляции последнего в ТАО зарегистрированы коротколатентные ВП [59] и моносинаптические импульсные ответы нейронов [60].

Установлено также, что проекции наружного коленчатого тела имеют каудоростральную организацию и перекрываются проекциями от подушечного ядра [5]. Слуховые входы в ТАО, в частности в поле 5, представлены, по сравнению со зрительными входами в эту зону, значительно менее интенсивно [61].

Внутрикорковое распределение афферентов специфических ядер таламуса в ТАО по ряду характерных черт отличаются от тех особенностей, которые характерны для проекционных зон коры. В то время как в проекционных зонах афференты из специфических ядер топически организованы и поступают в III-IV слои коры, в ТАО поступает значительно меньшее количество таких волокон и распределяются они диффузно по всему поперечнику коры [29].

При стимуляции таламического вентробазального комплекса наиболее выраженный по амплитуде коротколатентный компонент ассоциативного ответа регистрируется в участке ТАО, прилегающем к соматической зоне. В этих опытах показано, что при раздражении разных точек данного комплекса распределение ответов в ТАО по латентности и амплитуде носит такой же характер, как и при периферической соматической стимуляции разных рецептивных полей. Результаты этих экспериментов позволили прийти к выводу о наличии в ТАО определенной топической организации проекций афферентов соответствующих модальностей [28].

Кроме ядер таламуса в ТАО проецируются и другие подкорковые структуры. В частности, описаны связи с ТАО хвостатого ядра, скорлупы бледного шара и ограда [49, 62 – 64].

Кроме того, в ТАО проецируются передние бугры четверохолмия [65, 66] гипоталамус [2, 67], гиппокамп [4], миндалевидный комплекс [49] вентральная и дорсолатеральная тегментальная область (особенно выражены билатеральные проекции голубого пятна) [49] и ретикулярная формация ствола [68, 69], а также ядра моста [70].

Хотя около 70% афферентов ТАО являются входами из подкорки [23], наряду с подкорковыми структурами прямые связи с ТАО образуют различные ипси- и контралатеральные корковые области. Наиболее выраженными источниками ипсилатеральных корковых входов в ТАО, в первую очередь являются первые проекционные зоны (соматосенсорная – С-I, зрительная – V-I и слуховая – А-I), после локальных и обширных разрушений С-I антероградная дегенерация полностью соответствует топографическому представительству в поле 5. Оказалось, что в поле 5 наблюдается перекрытие проекций с разных участков С-I. Кроме того, в поле 5 оказались удивительно большими размеры топографического представительства передней конечности, которое сосредоточено в виде трех полосок, ориентированных медиолатерально. Из С-I наиболее выраженные проекции в поле 5 посылает поле 2, а менее выраженные – поле 3 б. в картине топографического представительства зоны С-I в поле 5 наблюдается инверсия в ростокаудальном направлении: самые задние части С-I проецируются в передние части поля 5, и наоборот. Терминалы аксонов нервных клеток С-I оканчиваются в III и IV слоях поля 5 [47]. Афферентные входы в поле 5 из С-II и С-IV кошек не имеют топографической организации [71]. В поле 7 преимущественно оканчиваются волокна, из С-I [53, 65, 72, 73] и менее выражены проекции из слуховой и соматосенсорной областей [3, 9, 57]. От слуховых полей волокна в ТАО проникают в виде радиальных пучков и оканчиваются в VI-IV и даже III слоях [74, 75]. Волокна, по которым в ТАО поступает информация из специфических зон, весьма тонки [76]. Большая часть из них входит в ТАО со стороны подкоркового БВ и

после подрезки коры число нейронов реагирующих на стимуляцию проекционных областей значительно уменьшается [23]. Афферентные влияния из проекционных зон обеспечивают не только поступление в ТАО модально-специфических сигналов, но и создают предпосылки для их интеграции [77].

При помощи метода ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена установлены количественные отношения входов в поле 5. Оказалось, что наибольшее количество проекций в это поле направляет поле 7 (31,0%), меньшее – соматосенсорная (29,0%), затем зрительная (22,0%) и слуховая (18,0%) области коры [36].

Афферентные входы в ТАО из других специфических областей неокортекса менее развиты, чем из первичных зон [33, 35, 47, 78, 79]. Однако другие исследователи отмечают, что после введения пероксидазы хрена в поле 7 большее количество ферментосодержащих нейронов наблюдается во второй зрительной области (поля 18, 19), а не в – первой (поле 17) [72].

Имеются также свидетельства об окончании в ТАО аксонов нейронов полей 4 и 6. Причем, передняя часть поля 4 связана с роstralной частью поля 5, поле 6 проецируется в более каудальную часть поля 5. Удаление всей орбитофронтальной коры, включая поле 6, приводит к значительной дегенерации волокон в ТАО [43, 80, 81]. Следует отметить, что большие размеры удаленного региона не дают возможности определить вклад отдельных зон в образование связей с ТАО. При локальных разрушениях, например, перикруциатной коры было показано, что незначительная часть волокон из ее латеральной части достигает лишь переднего края поля 5 [78]. Морфологическими и электрофизиологическими [82] методами получены данные о наличии проекций в ТАО из лимбической коры (поля 23 и 24).

Для ТАО характерно перекрытие зон, где оканчиваются входящие в нее вертикальные (из подкорки) и горизонтально (ассоциативные) волокна [6]. В свою очередь, связи между полями 5 и 7 обеспечивают перекрытие афферентных проекций по всей площади ТАО [43].

ТАО, как и другие корковые области, получает волокна контралатерального полушария. При экстрипации симметричного участка, дегенерировавшие волокна и их терминалы выявлены преимущественно в нижних слоях полей 5 и 7 [18]. Результаты регистрации постсинаптических потенциалов также свидетельствуют, что максимальная плотность реагирующих моносинаптически нейронов локализуется в нижних слоях. Регистрация в ТАО транскаллозальных ВП, возникающих в ответ на стимуляцию слуховой коры противоположного полушария, позволяет предполагать наличие прямых связей данной области коры с проекционными зонами другого полушария [83].

В литературе имеются указания на то, что после односторонней перерезки зрительного нерва позади глазного яблока у кролика, кошки, собаки и обезьяны в ТАО, как и в зрительной коре, наблюдается дегенерация нервных волокон [84, 85]. Эти данные указывают на существование прямых связей периферических отделов анализаторов не только с первичными сенсорными, но и с ассоциативными зонами коры.

Таким образом, ТАО получает афферентные входы от разнообразных подкорковых структур, ипси- и контралатеральных корковых зон, что и являются

структурной предпосылкой конвергенции полисенсорной информации и ее интеграции на нейронах ТАО.

Эфферентные связи теменной коры. Нейроны ТАО дают начало достаточно многочисленным эфферентным путям. Они включают ассоциативные и комиссуральные волокна, связывающие эту область с ипси- и контралатеральными корковыми полями, а также проекционные волокна к подкорковым структурам и спинному мозгу.

При изучении внутрикорковых связей между полями 5 и 7 оказалось, что нейроны поля 5 направляют значительно меньше аксонов в поле 7, чем поле 7 в поле 5 [43]. После введения пероксидазы хрена в поле 7 количество маркированных нейронов в поле 5 составляет 17,0 % в то время как после введения фермента в поле 5 число меченых клеток в поле 7 достигало 31,0% [36]. О наличии прямых связей между этими полями свидетельствуют также данные, полученные методом стрихнинной нейрографии в опытах на кошках [86].

С помощью различных морфологических методов показано, что нейроны ТАО направляют свои аксоны к СМК. Источниками этих связей у субприматов и приматов являются в основном пирамидные клетки III слоя и единичные нейроны II и VI слоев ТАО [43, 78, 87]. По некоторым данным поле 5 проецируется преимущественно в постеролатеральную часть крестовидной борозды (поля 4_{sfu} , 4_b) и менее выражены проекции в поля 4_{γ} , 4_{sfu} и 6. Поле 7 направляет волокна, главным образом, к медиальной части нижней губы крестовидной борозды (поле 6) [78, 87], которая, как известно, связана с управлением глаз. Результаты электронномикроскопических исследований показали, что волокна из ТАО оканчиваются в I-III слоях СМК, а в нижележащих слоях такие окончания не обнаруживаются [88]. В исследованиях на обезьянах установлено, что поле 5 посылает в СМК примерно такое же количество волокон, как и первичная соматосенсорная область. Волокна, берущие начало в этом поле оканчиваются в СМК в зоне представительства руки. Причем, нейроны СМК, контролирующие движения дистальных мышц передней конечности, получают входы из одних участков поля 5, а проксимальных – из других [89].

Электрофизиологические исследования лишь в общем подтверждают существование связей, идущих из ТАО к СМК, морфологическим субстратом которых являются волокна эфферентных нейронов ТАО [3, 11, 90]. Полученные данные позволяют полагать, что в поле 5 имеются две популяции нейронов, образующие ассоциативные связи с полем 4_{γ} . Те из них, которые находятся в слое III поля 5 образуют синапсы в основном на проксимальных дендритах нейронов поля 4_{γ} , в то время как аксоны нейронов слоя V оканчиваются на дистальных дендритах быстрых нейронов ПТ СМК [91].

Аксоны нервных клеток ТАО оканчиваются также в проекционных областях коры. По данным одних авторов ТАО имеет хорошо выраженные связи с С1 [23, 74, 78]. Другие авторы считают, что ТАО не направляет свои афференты в С1, а только получает проекции из нее [81]. По некоторым сведениям, с С1 поле 5 связано единичными эфферентными волокнами, в СII они вовсе не обнаруживаются, а

проекции поля 7 в СI и СII также не выявлены [87]. Зрительная и слуховая сенсорные зоны коры имеют входы из ТАО [48, 78].

Что касается выходов ТАО в противоположное полушарие, то исходя из результатов морфологических исследований по выявлению транскаллозальных связей этой области коры, а также данных электрофизиологических работ с применением прямого электрического раздражения коры или со стрихнизации [3, 69] считают, что такие связи устанавливаются кратчайшим путем. Причем, посредством разных каллозальных волокон, которые начинаются от одной определенной точки ТАО, могут функционально объединяться как симметричные, так и несимметричные области коры [92]. Показано, что приходящие трансколлозальные аксоны нервных клеток поверхностных слоев ТАО одной гемисферы, заканчиваются в верхних слоях другой, а нервные клетки глубоких слоев, устанавливают связи с нейронами глубоких слоев противоположного полушария. Однако опубликованы данные, свидетельствующие, что окончания аксонов каллозальных нейронов преимущественно выявляются в III, IV слоях противоположного полушария и существенно реже в V и VI слоях [93]. Наряду с этим показано, что каллозальные нейроны ТАО располагаются от II до VI слоев с преобладанием в IV, V слоях [83, 94]. Получены данные о колончатой организации тел и отростков нейронов ТАО, осуществляющих транскаллозальные и ипсилатеральные корково-корковые связи [81, 93].

Эфферентные корково-корковые связи ТАО установлены и с нейронами лимбической коры. Причем, наиболее выраженными проекциями ТАО к лимбической коре являются эфференты от поля 7 [54, 95].

Наряду с ассоциативными и комиссуральными связями, ТАО обладает хорошо выраженным кортифугальным выходом. Наличие прямых кортикокаудатных связей ТАО выявлено у разных видов млекопитающих [90, 96 – 99]. Авторы указывают, что кортикокаудатные связи имеют четкую топическую организацию. Кортикофугальные волокна составляют один из основных входов в неостриатум кошек [100]. После введения маркеров в хвостатое ядро, меченные пирамидные нейроны обнаруживаются в V слое ТАО [97]. Показано, что ассоциативная кора млекопитающих имеет прямые связи с бледным шаром и скорлупой [96, 100].

Наряду с кортикостриатными связями ТАО обладает широкими нисходящими кортикоталамическими проекциями. Различными методами выявлены нервные волокна, направляющиеся от ТАО к ассоциативным, неспецифическим, специфическим и моторным релейным ядрам таламуса [1, 33, 48, 57, 58, 101, 102]. От поля 5 волокна направляются в средние отделы LP, а от поля 7 – в каудальные отделы этого ядра, то есть, проекции ТАО в таламус подчиняются каудоростральному принципу распределения [81]. Следует отметить, что проекции ТАО подчиняются и принципу соответствия восходящих и нисходящих входов в ядра таламуса [6]. Результаты электрофизиологических экспериментов также свидетельствуют о существовании прямых связей ТАО с нейронами разных ядер таламуса [39, 46, 103]. Существенно то, что многие нейроны ТАО, проецирующиеся к одному ядру таламуса, например, к срединному центру, получают прямые входы из другого – LP, получающих входы от ТАО, обнаружены клетки выхода из ядра, проецирующиеся обратно в ту же

зону коры. Это может служить доказательством наличия механизма обратной связи, который регулирует собственный афферентный приток [60].

Методом дегенерации установлены прямые связи ТАО с различными ядерными образованиями гипоталамуса [3, 96]. У приматов хорошо развиты анатомические связи ТАО с гиппокампом и амигдалой [54].

Имеется много сведений об эфферентных путях ТАО к стволу мозга. Особого внимания заслуживают ее проекции к стволовым структурам, участвующим в моторном контроле: красному ядру (КЯ) [42, 104, 105]; черной субстанции и бледному шару [49]; ядрам моста (ЯМ) [42, 78, 106, 107]; переднему двуххолмию [108]; вестибулярным ядрам [109] и ретикулярной формации [48, 105]. Примечательно то, что аксоны нейронов ТАО в красном ядре оканчиваются на руброспинальных клетках [104]. На основании данных электрофизиологических опытов предполагают, что синапсы, образованные аксонами клеток ТАО, локализованы на соматодендритной мембране руброспинальных нейронов дистальнее синапсов мозжечково-рубральных аксонов и проксимальнее входов из СМК [110]. Установлено, что основным источником проекций к данным структурам являются средние и большие пирамиды V слоя ТАО [42, 108, 107]. Подчеркнем, что ТАО и ряд перечисленных структур принимают участие в образовании парието-рубро-оливо-церебеллярных и парието-пункто-церебеллярных путей, которые входят в состав церебро-церебелло-церебральной системы, берущей начало в ТАО и, включающей в себя кроме нее ядра моста, мозжечка и моторные ядра таламуса [46, 105, 106]. Причем, проекции ТАО к ЯМ выражены в большей степени, чем из других зон коры. Особенно значительное количество волокон к ЯМ исходит от поля 5, реже из поля 7. Для проекций этих полей в ЯМ характерно выраженное перекрытие на нейронах, проецирующихся к мозжечку.

Необходимо указать, что среди проекций ТАО в наименьшей степени изучены кортикоспинальные. В морфологических работах показано, что в ТАО, как и в СМК, локализуются нейроны, аксоны которых участвуют в формировании ПТ [100]. В ТАО при стимуляции ПТ на уровне медуллярных пирамид или ножек мозга зарегистрированы антидромно фокальные реакции [111]. Установлено также, что аксоны нейронов ТАО, идущие в составе ПТ, отдают ветви к моторным и сенсорным ядрам значительного числа подкорковых структур и в спинном мозге их отростки отходят к нейронам, образующим восходящие сенсорные тракты.

В последнее время получены данные о том, что часть аксонов ТАО без предварительного переключения входит в состав лицевого нерва. Этот вывод сделан на основании анализа СП ответов регистрируемых от поверхности ТАО. Такие ответы состоят из трех колебаний, из которых два первых (СП 1-3 мс) сохраняются, а третье (СП 8-10 мс) исчезает, после перерезки нерва дистальнее места раздражения. Полагают, что первое и второе колебания отражают антидромное проведение импульсов по аксонам нейронов ТАО [112].

Итак, существование эфферентных связей ТАО с моторными структурами центральной нервной системы предполагает возможность участия этой области неокортекса в регуляции движений. Однако, до настоящего времени в электрофизиологических исследованиях не нашли должного отражения вопросы.

Касающиеся нейронной организации и функциональных свойств эфферентных связей ТАО с СМК, ЯМ и спинным мозгом, которые, в конечном счете, и обеспечивают участие ТАО в координации движений.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ ОБЛАСТИ НЕОКОРТЕКСА

Реакция нейронов теменной коры на стимуляцию различных афферентных систем. Применение в опытах ненаркотизированных животных и, в особенности наркотизированных хлоралозой, позволило установить, что в ТАО регистрируются фокальные реакции на соматические, зрительные и слуховые стимулы. При отведении от поверхности коры они независимо от модальности периферического раздражения представляют собой двухфазное позитивно-негативное колебание. СП таких реакций составляет 15-40 мс, что значительно продолжительнее, латентности ответов (5-15 мм), вызванных стимуляцией рецепторных образований соответствующих сенсорных модальностей и зарегистрированных в С1, VI и А1 зонах коры. Такие фокальные реакции в ТАО и других полисенсорных областях коры получили название ассоциативных ответов (АО) [3, 7, 11, 21, 22, 35, 113 – 116]. Наиболее отчетливо и устойчиво АО проявляются в ТАО при глубоком (60-80 мг/кг) хлоралозовом наркозе [9].

Большинство авторов, изучавших топографическое распределение АО на поверхности ТАО при разномодальных периферических раздражениях, сходятся в том, что локализация фокусов максимальной амплитуды (ФМА) АО не зависит от модальности раздражения и, что один из таких ФМА выявляется в поле 5 супрасильвиевой извилины [8, 21, 22, 116, 117]. АО в определенном участке ТАО, вызванные стимулами разной модальности, идентичны по конфигурации и амплитуде, но отличаются по СП [19].

Имеются данные, что латентность АО, возникающих в ТАО в ответ на периферические раздражения может быть равной или на 1-2 мс превышать СП ВП в соответствующих проекционных областях [29]. Некоторые авторы при акустической стимуляции в ТАО регистрировали АО с СП даже на 1-2 мс короче латентности первичного ответа в слуховой коре [114, 118]. Кроме того. Установлено, что и другие параметры АО, отводимых в ТАО, существенно не отличаются от таковых в ответах, регистрируемых в первичных сенсорных зонах. Особенно четко это проявляется при стимуляции соответствующих специфических путей и ядер. Так, при электрическом раздражении наружного коленчатого тела в поле 7 зарегистрированы фокальные потенциалы, амплитуда которых была равна или даже превышала амплитуду ВП в поле 17 [65]. Автор полагает, что это связано или с большей возбудимостью ТАО, или с включением в ответную реакцию (при одной и той же силе стимуляции релейного ядра) большего числа элементов ТАО, чем зрительной коры. На основании данных о СП и амплитуде АО, вызванных периферическим раздражением или стимуляцией соответствующих специфических путей и ядер центральной нервной системы, а также, учитывая тот факт, что АО в ТАО исчезает после удаления специфических ядер таламуса, сделан вывод о

возможности поступления специфической информации в ТАО одновременно или даже раньше, чем в проекционные зоны коры [114].

Детальный анализ АО, регистрируемых в ТАО при раздражении соматических нервов, позволили прийти к выводу о наличии в данной области неокортекса определенной соматотопической организации [32, 119]. При этом максимальные по амплитуде с минимальным СП АО на раздражение соматических нервов зарегистрированы в поле 5. Раздражение задних столбов спинного мозга, по которым проводится соматосенсорная информация, также вызывает АО с ФИА в поле 5 супрасильвиевой извилины [120]. Данные микроэлектрофизиологических опытов свидетельствуют о преобладании соматического входа к нейронам поля 5. Полагают, что в поле 5 имеется «добавочное» соматическое представительство, а в поле 7 явной соматотопии не отмечается [72, 121]. Размеры топографического представительства руки в поле 5 макаки-резуса оказались удивительно большими, а лица – относительно меньше, чем в зоне С1, а топографическое представительство туловища и ноги такие же, как в С1 [47].

В отношении топографического представительства зрительной системы в ТАО имеются противоречивые результаты. Одни авторы считают, что зрительный вход к нейронам ТАО является малоспецифическим и топографическое представительство рецепторов в этой области коры отсутствует [61]. Другие исследователи приводят факты, указывающие на наличие у нейронов ТАО дирекциональной чувствительности при перемещении по вертикальному и горизонтальному зрительными меридианам [3]. По данным ряда авторов большинство нейронов поля 5 и особенно пограничной зоны между полями 5 и 7 имеют зрительные входы [8, 36, 122 – 124]. Однако одни исследователи указывают, что реакции на свет лучше выражены в поле 7 [103, 123], а другие считают, что преимущественное представительство зрительной афферентации характерно для поля 5 [124].

Относительно акустического входа в ТАО было высказано мнение о его меньшей специфичности по сравнению со зрительным [125, 126]. Предъявление в качестве стимулов различных звуковых тонов, показало, что нейроны ТАО чувствительны к звукам широкого частотного диапазона и, что при продолжительной ритмической звуковой стимуляции наблюдается значительная габитуация нейронов ТАО. Полагают, что такие свойства нервных клеток ТАО являются признаками, отличающими эту область от специфической слуховой коры [100]. Однако результаты недавних исследований свидетельствуют о более выраженной способности нейронов ТАО осуществлять дискриминацию звуковых сигналов [117, 127, 128].

Следует подчеркнуть, что в ранних работах, где для изучения проекций в ТАО разных сенсорных систем использовался анализ активности отдельных нейронов, была высказана точка зрения об эквивалентности представительства соматического, зрительного и слухового входов в данную область неокортекса [22]. На самом же деле оказалось, что поля 5 и 7 функционально различны. В экспериментах на кошках получены электрофизиологические данные, позволившие считать, что как в поле 5, так и в поле 7 происходит интеграция соматосенсорных импульсов с импульсами из других сенсорных систем. В то же время, поле 7 является местом

преимущественной проекции слуховых импульсов и зоной интеграции этих импульсов с сигналами остальных афферентных систем [8]. Поле 5 приматов, тесно связанное в своей деятельности с соматосенсорной корой, как и у кошек, получает преимущественно соматическую информацию, а поле 7 связано не только с соматической рецепцией, но и получает широкие входы от зрительных рецепторов [129]. Отмечают, что поле 7 отличаются особой гетерогенностью в отношении представительства различных сенсорных функций. Нейроны, отвечающие на зрительную стимуляцию преобладают в медиальной и ростральной частях поля 7, на стимуляцию кожи – несколько латеральнее, а клетки с ответами на пассивное вращение суставов и пальпацию мышц – в каудальной части этого поля. При этом указывается, что между соматическими и зрительными представительствами находится зона комбинированной чувствительности соматической и зрительной функции [121, 130]. Для нейронов этой зоны характерно то, что значительное их большинство обладает дирекциональной чувствительностью [131]. Кроме того, у таких нейронов размер рецептивного поля и интенсивность ответа на периферическую стимуляцию сильно зависят от уровня бодрствования и внимания животного [130].

Поскольку значительная часть экспериментальных данных такого плана была получена в острых опытах с применением различных видов наркоза или на обездвиженных животных, то, естественно, это не позволяет делать окончательные заключения о функциональной организации афферентных входов в разных полях ТАО.

Следует указать, что для вызова ответа нейронов поля 5 бодрствующих животных оптимальным стимулом являются координированные активные движения конечностей, а в поле 7 – движения стимулов через зрительные, соматические или вестибулярные рецептивные поля [111]. Среди нейронов поля 7 бодрствующих животных описаны три группы функционально отличных клеток: 1 – нейроны зрительного слежения, активируются при слежении за движущимся световым стимулом и избирательны к его направлению; 2 – нейроны зрительной фиксации, активируются во время фиксации взгляда на стационарном стимуле и избирательны к направлению взгляда; 3 – пассивные зрительные нейроны, активность которых подавлялась при движении глаз [32, 72, 131]. Показано также, что нейроны, которые повышают частоту генерации импульсов при зрительном слежении, активируются и вестибулярным входом. Предполагают, что такие нейроны интегрируют зрительную и вестибулярную информацию, играя важную роль в координации движений головы и глаз во время длительного слежения [131]. Часть нейронов полей 5 и 7, не отвечая на сенсорную стимуляцию, разряжаются преимущественно в связи с активным движением [121, 129]. На бодрствующих животных также показано, что реакции нейронов ТАО на акустические раздражения проявляются, как правило, если слуховая стимуляция является условной и если за ней выявляется моторная реакция [111].

Что касается зависимости между модальностью раздражения и величиной СП ответных реакций нейронов ТАО, то результаты исследований разных авторов противоречивы. Даже на стимулы одной модальности, например, зрительной, СП реакций нейронов ТАО по данным С.П. Нарикашвили с сотрудниками [1970] имеют значения 30-32 мс, а по данным других авторов превышают 50 мс [72]. Различия СП реакций нейронов ТАО при разномодальной стимуляции недостоверны [35, 124].

При внутриклеточном отведении, регистрируемые в нейронах ТАО возбуждающие постсинаптические потенциалы (ВПСП) на периферическую стимуляцию возникают с СП 20-40 мс [122, 124].

Реакции нейронов ТАО на периферические раздражения являются сложными и состоят из нескольких возбуждательных и тормозных фаз. Фазы возбуждения нейронов объясняют развитием в нейронах ВПСП, достигающим критического уровня деполяризации с последующей генерацией потенциалов действия (ПД). Такие ВПСП имеют продолжительность от 20 до 200 мс. Угнетение импульсной активности нейронов объясняют развитием в них тормозных постсинаптических потенциалов (ТПСП), которые могут продолжаться 800-1000 мс [36, 69, 124]. Это подтверждается и экспериментами, в которых активность одного и того же нейрона зарегистрирована вне- и внутриклеточно. Однако, продолжительное отсутствие фоновой импульсной активности (ФИА), наблюдаемое после того или иного раздражения может быть обусловлено и развитием торможения в цепи поступления афферентации к исследуемому нейрону [68].

Способность нейронов ТАО проявлять фазные возбуждательно-тормозные или тормозно-возбуждательные реакции четко проявляется и при раздражении ядер таламуса [58, 60, 124]. При стимуляции релейных ядер таламуса у нейронов ТАО ответы чаще начинаются возбуждением, а при раздражении ассоциативных преобладают реакции с длительным торможением ФИА [58]. Отмечают, что ответы нейронов ТАО на раздражение ядер таламуса являются более простыми, чем вызванные периферической стимуляцией [69].

На стимуляцию корковых проекционных областей 92-93% нейронов ТАО отвечают реакциями с начальным возбуждением или торможением. При подрезке ТАО значительно уменьшается количество возбуждательных ответов, а число клеток, отвечающих начальным торможением, почти не меняется. Причем, после подрезки БВ в поле 5 ответы наблюдаются у 63% нейронов, а в поле 7 – у 76 % клеток. В таких условиях ответы на стимуляцию зрительной коры подвержены изменению меньше, чем на стимуляцию слуховой и соматосенсорной [23]. Автор указывает, что после подрезки ТАО СП импульсных ответов на стимуляцию первичных зон коры резко увеличивается (до 10 мс) и это происходит за счет снижения числа коротколатентных ответов. Исходя из этого, сделан вывод, что наиболее мощными связями у интактных животных являются корково-подкорково-корковые через олигосинаптические цепи. Некоторые авторы считают, что внутрикорковые связи служат скорее для поддержания определенного уровня возбудимости корковых нейронов, а основным источником поступления афферентаций в ТАО являются прямые таламокортикальные пути [9, 19]. Однако существует диаметрально противоположное мнение, что влияния кортикальных отделов сенсорных систем на нейроны этой области являются более выраженными, чем влияния периферических отделов [35]. На основании результатов исследования пространственных и временных параметров развития процессов возбуждения и торможения при внутрикорковом раздражении интактной, остро и хронически изолированной ТАО сделан вывод, что афферентные сигналы из подкорковых структур и других кортикальных областей являются необходимым условием поддержания

определенного уровня возбудимости данной области коры. Причем, афферентные входы ТАО играют важную роль в обеспечении работы внутрикорковых тормозящих систем, которые представлены в основном тормозящими нейронами IV слоя. Судя по данным внутриклеточной регистрации потенциалов, возникающих в нейронах изолированной полоски коры при внутрикорковом раздражении, тормозящая система данной области контролирует $\frac{2}{3}$ нервных клеток [132]. Исходя из того, что СП ответов нейронов на внутрикорковую стимуляцию в хронически изолированной ТАО достигают 21 мс (в интактной 35 мс), полагают. Что за это время в этой области неокортекса заканчивается первичный анализ поступающей информации [38, 132]. При этом важную роль играют процессы торможения, которые развиваются и на нейронах выхода из коры, испытывающих тормозящее влияние от окружающих их тормозных нейронов [3, 23, 133]. Эти вставочные нейроны запускаются афферентными входами и через систему возвратных коллатералей [46, 133, 134].

В отношении влияний на ТАО с противоположного полушария высказано мнение, что они выражены хуже, чем от различных сенсорных полей ипсилатеральной гемисферы [76]. Полагают, что эти влияния передаются, прежде всего, по каллозальным волокнам [92]. При электрическом раздражении симметричных и других зон коры противоположного полушария в ТАО зарегистрированы коротколатентные (1,7-2,0 мс) фокальные потенциалы, представленные позитивно-негативным комплексом [68, 83, 135], и моносинаптические реакции отдельных нервных клеток [68, 94]. В ФИА на транскаллозальное раздражение симметричного участка наблюдается возбудительные и тормозные реакции отдельных нейронов. При этом тормозные реакции преобладают. Судя по внеклеточным отведениям, торможение ФИА продолжается от 20 до 500 мс, а при внутриклеточном отведении зарегистрированы ТПСП, продолжительность которых достигала 150-400 мс [68, 69]. Продолжительность и амплитуда ТПСП, а также период угнетения ФИА зависит от интенсивности раздражения. С усилением стимуляции торможение углубляется до определенной для данной клетки величины. Некоторые исследователи полагают, что наблюдаемые при транскаллозальном раздражении ТПСП обусловлены активацией тормозящих нейронов, тела которых находятся в одном полушарии, а их аксоны заканчиваются в другом [69].

Приведенные выше данные о реакциях нейронов ТАО на сенсорную стимуляцию и раздражение структур мозга свидетельствуют о том, что такие реакции могут начинаться как возбуждением, так и торможением. Тип начальной реакции нейрона, наряду с другими причинами, определяется временем прихода возбуждающих и тормозных импульсов к исследуемой клетке [39], а также морфологическими типами корковых нейронов, их таламо-корковыми и внутрикорковыми связями [136]. В связи с этим считают. Что при изучении процессов, происходящих в коре мозга при поступлении в нее афферентных импульсов, одним из важнейших являются вопрос о взаимоотношении процессов возбуждения и торможения [38].

Изучение типов нейронных реакций в ТАО проводилось методами вне- и внутриклеточной регистрации активности ее нервных клеток, а также методом парных раздражений. Данные разных авторов о соотношении таких реакций, полученные при внеклеточном отведении, неоднозначны. Одни исследователи указывают, что количественное соотношение реакций с начальным возбуждением и торможением на периферическую стимуляцию составляет при среднем уровне наркоза 3:1, а у ненаркотизированных животных – 10:1 [35]. По данным других авторов, количество реакций с начальным возбуждением и торможений у ненаркотизированных животных соотносится как 1,4:1,0 в поле 5 и 1,2:1,0 в поле 7 [123]. Причем, в поле 7 – зоне с преимущественной проекцией зрительной проекции, тормозные ответы на свет даже преобладают над реакциями с начальным возбуждением [60].

При раздражении таламических ассоциативных ядер соотношение реакций нейронов ТАО, начинающихся возбуждением и торможением, составляло, по данным внеклеточного отведения примерно 1,5 %. При стимуляции специфических ядер таламуса количественное преобладание реакций, начинающихся возбуждением, было выражено в большей степени [60]. В ответ на одиночное раздражение волокон таламической радиации большая часть нейронов ТАО (65 % от числа реагирующих клеток) бодрствующих кошек отвечала возбуждательными реакциями, меньшая часть (17,7 %) – тормозными, то есть соотношение этих реакций составляло 3,7:1,0 [137].

Необходимо отметить, что выяснение соотношения реакций с начальным возбуждением и торможением методом внеклеточного отведения с последующим построением постстимульных гистограмм (ПСТГ) затрудняется низкой ФИА многих клеток ТАО. Этим методом достоверно могут быть обнаружены лишь возбуждательные реакции, поскольку начальное торможение обнаруживается только при высоком уровне ФИА. Тормозные реакции нефоновоактивных клеток («молчащих»), таким способом не могут быть учтены [102].

Использование методов внутриклеточного отведения, удалось установить, что соотношение реакций на периферическую стимуляцию, начинающихся ВПСП и ТПСП составило примерно 3,0:1,0 [124]. В то же время, в ТАО ненаркотизированных животных ТПСП обнаруживали крайне редко [122]. Необходимо, однако, учитывать, что при внутриклеточном отведении непреднамеренно анализируются процессы, протекающие в наиболее крупных и устойчивых к внутриклеточному отведению нейронах [136]. Это затрудняет выявление реальной картины функционального состояния всей совокупности нейронов.

Конвергенция и взаимодействие разномодальных афферентных сигналов на нейронах теменной ассоциативной коры. Вопрос о конвергенции на нервных клетках ТАО афферентных импульсов соматической, зрительной, слуховой, висцеральной и других сенсорных модальностей рассматривался во многих физиологических исследованиях. Установлено, что значительная часть нейронов ТАО является би- и полисенсорными. В опытах с применением хлоралозового наркоза

полисенсорные нейроны составляли 50-93% от числа реагирующих [1, 8, 35, 36, 102, 124]. Правда, большой удельный вес полисенсорных нейронов связывают с действием хлоралозы. У ненаркотизированных животных количество таких нейронов в ТАО, по данным разных авторов, также неодинаково и составляет от 12 до 87% от общего числа клеток, реагирующих на периферические стимулы [122, 128].

В разных участках ТАО количество полисенсорных нейронов значительно отличается. Так, в поле 7 на стимуляцию трех сенсорных модальностей (электрокожное – ЭКР, светового – СР и звукового – ЗР) отвечает 60% нейронов [103], а в поле 5 нейронов с такими свойствами, выявлено всего 3,5 % [122]. Особенности бимодальной конвергенции к нейронам ТАО также существенно отличаются в зависимости от расположения этих нервных клеток. Приводятся данные, что в поле 5 большинство бисенсорных клеток отвечает на ЭКР и СР, а также на ЭКР и ЗР. В то время как на СР и ЗР отвечает незначительное число клеток. В связи с этим сделано заключение, что к нейронам поля 5 поступают соматические сигналы, которые и конвергируют со зрительными и слуховыми афферентными посылками [35]. В то же время В.М.Шабан [1972] указывает, что в поле 5 на ЭКР и СР отвечает 97% реагирующих клеток.

Более подробный анализ соматического представительства в поле 5, проведенный у обезьян показал наличие у нейронов этого региона ТАО выраженной конвергенции входов от разных частей тела. При этом большинство нейронов отвечали на определенные комбинации в изменении положения нескольких суставов или сочетание раздражений определенных кожных рецептивных полей [121, 131]. Причем, к нейронам ТАО поступают афферентации не только от контра-, но и от ипсилатеральных участков тела [32].

В последнее время получены данные, свидетельствующие, что все части поля 7 в той или иной мере также связаны с мультисенсорным синтезом: к нейронам субполя 7а конвергируют зрительные и глазодвигательные сигналы, кзади от него лежит зона, к которой имеется кинестетический вход, нейроны субполя 7б реагируют на соматические и зрительные раздражения, а в зоне, пограничной с височной корой определяются ответы на звук. Конвергенция к нейронам ТАО разномодальных сигналов в значительной степени формируется в раннем онтогенезе. Отмечено, что у обезьян со зрительной депривацией от рождения, представительство зрения в поле 7 резко уменьшается, в то время как представительство соматической модальности возрастает [130].

Наряду с полисенсорными нейронами в ТАО имеются и моносенсорные клетки, которые на афферентные посылки определенной модальности реагируют коротколатентными ответами специфического типа [35, 127]. Получены доказательства, что моносенсорные клетки ТАО, отвечающие коротколатентными разрядами на афферентную посылку той или иной модальности, находятся на выходе нейронных цепей ТАО [34].

Анализ ответных реакций нейронов ТАО на разные виды периферических раздражений позволили заключить, что для нервных клеток этой области характерен особый ассоциативный тип конвергенции, который заключается в том, что отдельные нервные клетки реагируют на раздражение нескольких

периферических модальностей коротколатентными реакциями специфического типа. Считают, что такие свойства нейронов ТАО отличают их от нервных клеток проекционных зон, которые отвечают четким ответом с малым СП только на специфический для данной области вид стимуляции, а неспецифические раздражения если и вызывают изменения их активности, то они, как правило, представлены длинolatентными ответами тонического характера [39, 138].

Одним из доводов в пользу высокого уровня аналитико-синтетической деятельности ТАО является наличие в ней нейронов, реагирующих только на комплексные периферические стимулы. Количество таких клеток, именуемых детекторами комплекса, при хлоралозо-нембуталовом наркозе составляет около 9 %, а у ненаркотизированных животных – 4,5 %. Полагают, что наличие нейронов «детекторов комплекса» указывает на существование в ТАО собственных интегративных механизмов [3, 35].

Наличие широкой конвергенции входов к нервным клеткам ТАО выявлено и при исследовании реакций ее нейронов на стимуляцию релейных, ассоциативных и неспецифических ядер таламуса [57, 60, 124]. На определенной части нейронов ТАО происходит также конвергенция таламических, ретикулярных и транскаллозальных импульсных потоков [68].

При исследовании реакций нейронов ТАО на стимуляцию разных ядер мозжечка было установлено, что более 50% реагирующих нейронов отвечает на стимуляцию двух и даже трех его ядер. Среди нейронов с широкой конвергенцией входов от мозжечка многие нервные клетки были идентифицированы как нейроны выхода ТАО, направляющие свои аксоны к ядрам моста.

Значительная часть афферентов, конвергирующая к нейронам ТАО берет начало от соматосенсорной, зрительной и слуховой областей неокортекса [76]. На нейронах поля 5 преобладают входы из соматосенсорной коры [139], а на нейронах поля 7 – от зрительной [34]. Установлено, что около 60-70 % реагирующих нейронов ТАО отвечает на раздражение нескольких проекционных областей коры и более 70% - не только на стимуляцию первичных сенсорных зон, но и периферических рецептивных полей [34]. Поскольку полимодальные нейроны ТАО легче отвечают на стимуляцию зон коры, чем на периферические посылки соответствующих модальностей, ряд авторов полагает, что для осуществления интегративных функций в ТАО кортикальные входы являются более эффективными [34, 72]. Нейроны ТАО получают афферентные входы и от разных зон неокортекса противоположной гемисферы, на что указывалось выше.

Специального внимания заслуживает то, что нейроны ТАО, имеющие различные количества входов объединены в колонки, которые в свою очередь, связаны между собой [32, 34, 35].

В настоящее время исследованы некоторые особенности взаимодействия сигналов конвергирующих к нейронам ТАО. Первые сведения относительно взаимодействия разномодальных посылок были получены при анализе АО, вызванных парными периферическими раздражениями. Показано, что при определенном временном интервале между кондиционирующим и тестирующим стимулами наблюдается угнетающее действие кондиционирующего раздражения на

развитие реакции, вызванной тестирующей стимуляцией. Восстановление ответа на тестирующее раздражение начиналось, когда интервалы между стимулами увеличивались до 400-1600 мс [7, 11, 21, 22]. При малых (10-20 мс) интервалах между разномодальными периферическими раздражениями описано облегчение АО [19], было установлено, что СР угнетают АО на тестирующую стимуляцию при больших интервалах между раздражениями, чем соматические и звуковые. Кроме того, было показано, что разрушение ретикулярной формации и неспецифических ядер таламуса, уменьшая амплитуду АО, не влияют на величину интервала между стимулами, при котором наступает восстановление ответа на тестирующее раздражение [8, 9]. Все это позволило сформулировать положение, согласно которому разномодальные сенсорные проекции к ТАО имеют значительную степень независимости и процессы взаимодействия многих афферентных потоков происходят не только на подкорковом [22, 70], но и на корковом уровнях [1, 3, 8, 11, 34 – 36, 117].

Особенности взаимодействия в ТАО разномодальных афферентных посылок были исследованы и на отдельных нервных клетках. Результаты исследований показывают. Что при парных периферических раздражениях в нейронах этой области можно выделить несколько типов взаимодействия ответных реакций. Согласно одной классификации, при одновременном предъявлении пары разномодальных стимулов или небольшом (до 50 мс) временном интервале между ними наиболее распространенным является взаимодействие по типу облегчения тест-реакции, что выражалось в уменьшении СП ответа на тестирующее раздражение, повышении вероятности разряда на пороговые стимулы и увеличении числа импульсов в возбудительном ответе. При больших (50-250 мс) интервалах между стимулами наблюдается угнетение тест-реакции. Причем интервал, при котором развивалось такое угнетение, зависит от модальности кондиционирующего и тестирующего раздражений. Наиболее устойчивой к угнетающему действию кондиционирующего раздражения незрительной модальности являлась реакция на световую стимуляцию. Вторым типом взаимодействия считают такое, при котором наблюдается увеличение СП и уменьшение числа импульсов в ответе на тестирующий стимул. Оно наблюдается в тех случаях, когда вероятность ответа нейрона на одну из модальностей раздражения была выше, чем на другую. Для третьего типа взаимодействия характерно возникновение реакции нейрона на тестирующее раздражение при его предъявлении вслед за конвергирующим. В то время как на отдельно взятый тестирующий стимул он не отвечает или отвечает лишь при резком увеличении интенсивности раздражения [3, 19, 124].

Существует и другая классификация типов взаимодействия сигналов от разных рецепторных образований на нейронах ТАО, которая основана на учете реального времени прихода к нейрону афферентных посылок, вызванных периферическими раздражениями, и на анализе процессов, развивающихся в нервной клетке после поступления к ней сигналов от кондиционирующего раздражителя. Исходя из этих критериев оценки, наиболее распространенным типом взаимодействия является угнетение тест-реакции кондиционирующим раздражением. При взаимодействии между кондиционирующим и тестирующим сигналами по второму типу наблюдали облегчение или облегчение с последующим торможением [34].

Методом парных раздражений получены убедительные данные о неодинаковой эффективности тормозных входов к отдельным нейронам ТАО из периферических отделов разных сенсорных систем [124]. Некоторые авторы приходят к выводу, что продолжительность торможения в разных отделах ТАО зависит от степени представительства той или иной сенсорной системы, то есть кондиционирующие раздражения доминирующей модальности вызывают торможение наибольшей продолжительности [39].

Угнетение тест-реакции после кондиционирующего той или иной модальности афферентного раздражения объясняют развитием торможения в корковых нейронах, или в клетках, находящихся в подкорковых цепях переключения афферентного залпа на его пути в кору. Если угнетение тест-реакции происходит в самом исследуемом нейроне, то при внутриклеточном отведении наблюдаются ТПСП, на фоне которого видны асинхронные ВПСП. Во втором случае ТПСП в клетке не развивается, но на его фоне нет остаточного асинхронного ВПСП на тестирующий стимул [39, 124].

Развитие начального облегчения тест-реакции объясняют суммацией влияний от нескольких восходящих афферентных систем на отдельных нервных клетках. Такая суммация обеспечивает уменьшение мембранного потенциала до уровня критической деполяризации для генерации ПД, в то время как изолировано предъявленные стимулы могут и не вызывать импульсного ответа [1, 138]. Начальное облегчение при взаимодействии характерно для сигналов, обладающих слабым возбуждающим синаптическим влиянием и тех посылок, которые вызывают в нейроне только подпороговые ВПСП.

При использовании парных периферических раздражений трудно установить, отражает ли изменение тест-реакции динамику возбудимости данной корковой клетки. С этой целью в качестве тестирующей стимуляции в некоторых исследованиях было исследовано раздражение структур, имеющих прямой вход в ТАО, в частности, LP [124]. При этом были получены прямые доказательства того, что в клетках ТАО в ответ на LP развивается торможение. В то же время, авторы не ставили своей целью оценку количественного взаимоотношения возбуждательных и тормозных реакций методом парной стимуляции. Отметим, что до настоящего времени в литературе отсутствуют сведения такого рода относительно нейронов ТАО, находящихся на входе ее корковых цепей, клеток, промежуточных в этих цепях и нейронов выхода.

Изложенные данные свидетельствуют, что нейроны ТАО получают входы из различных сенсорных систем и структур головного мозга. Такая организация афферентных входов в ТАО создает предпосылки для детального дискриминационного анализа сенсорных сигналов и аналитико-синтетического процесса различения отдельных признаков предмета или явления из общего фона и объединяет их в единый образ. Поскольку в ТАО происходит интеграция разномодальной информации и распознается ее сигнальное значение, то лежащие на выходе ее нейронных цепей клетки формируют импульсные потоки, регулирующие активность других мозговых структур, среди которых особое значение, видимо, принадлежит таким образованиям как СМК, спинной мозг, ядрам ствола мозга.

имеющим непосредственное отношение к регуляции моторных функций. Можно предположить, что способность интегрировать разномодальную информацию у различных нейронов ТАО выражена не в одинаковой степени и в значительной мере зависит от расположения нервной клетки в корковых цепях переработки информации. Однако вопрос этот до настоящего времени не исследован. Нет полной ясности и в отношении взаимодействия процессов возбуждения и торможения в нейронах таких функциональных групп ТАО как нейроны входа в кору, промежуточные в корковых цепях переработки информации нейроны и клетки выхода из коры.

Эффекты выключения, стимуляции теменной коры и электрофизиологические показатели причастности ее к регуляции движений. Экстирпация ТАО у грызунов не вызывает существенных нарушений поведенческих двигательных актов [3]. Однако показано, что при двустороннем удалении ТАО у крыс нарушаются целостность соматосенсорной и пространственной функций и у таких животных невозможно выработать зрительной и оборонительной дифференцировок [22]. У хищных (кошек и собак) повреждение ТАО сопровождается понижением мышечного тонуса и нарушением ощущения положения в пространстве. Такие животные в покое придают своим конечностям самые разнообразные и неловкие позы, не замечая этого, что указывает на расстройство у них процессов анализа глубокого мышечно-суставного чувства [140]. Опорно-двигательная функция и нормальное поведение после одностороннего удаления ТАО восстанавливается почти в два раза медленнее, чем после экстирпации СМК [141].

Эксперименты с холодовым выключением ТАО позволили сделать вывод, что эта область коры играет важную роль в компенсации дискенезий, развивающихся после удаления СМК [142].

Билатеральные повреждения ТАО у обезьян приводят к расстройству почти всех поведенческих актов, в основе которых лежит синдром, характеризующийся нарушением соматетической, сомато-моторной, сомато-вегетативной, зрительной и окуломоторной функции [130].

Следует отметить, что существуют различия в эффектах отдельного удаления полей 5 и 7 ТАО. У кошек удаление поля 5 ведет к уменьшению скорости решения задач, в которых необходима точность оценки пространственного расположения стимулов и зрительно-моторной координации [1, 3]. При разрушении поля 5 у обезьян наблюдается значительное ухудшение тактильной дифференцировки гладкого – шероховатого. Известно также, что разрушение полей 5 и 7 у обезьян (макак), не влияет на тактильное различение палочек и дисков по размеру или форме без помощи зрения. Такие животные способны лучше интактных распознавать положительные стимулы после изменения их размера и ориентации. На основании этих данных высказано мнение, что в полях 5 и 7 обезьян локализован механизм, осуществляющий конкретное описание изображения. Такого же рода данные, полученные на собаках, позволили заключить, что в ТАО локализован механизм оценки пространственных отношений. Причем, указывается, что

механизм оценки и местоположения изображений локализованы в разных подобластях ТАО [143].

Поражение полей 5 и 7 у человека также приводит к нарушению активного осязания (астереогнозис), при котором больные не могут узнавать на ощупь предметы. Полагают, что эти поля коры мозга человека имеют наиболее тесное отношение к восприятию кожной и проприоцептивной чувствительности и причастны к осуществлению наиболее тонкой соматосенсорной дискриминации и формированию таких сложных видов ощущения как чувство локализации, веса, шероховатости, направления движения в сегментах конечностей, двумерно-пространственного чувства [140].

Установлено также, что двустороннее удаление ТАО у кошек приводит к нарушению выработанного стереотипа инструментальных пищевых условных рефлексов с модально обусловленным выбором орудия подкрепления и дифференцировки на зрительные и звуковые сигналы. Причем, нарушения после экстирпации ТАО больше выражены, чем после удаления лобной коры.

Эти нарушения связывают с дефектом тормозного контроля механизмов, реализующих двигательную программу инструментального условного рефлекса.

Учитывая такого рода данные, полученные в аналогичных условиях эксперимента с удалением СМК у обезьян, полагают, что в процессе эволюции млекопитающих наиболее существенные функции тормозного контроля переходят от теменной коры к лобной [144]. Предполагается, что нарушение двигательных условных рефлексов на комплексные раздражители, состоящие из компонентов различных модальностей, указывает на участие ТАО в межанализаторном синтезе. А расстройство отсроченных реакций, хотя и менее выраженное, чем после удаления лобной коры, свидетельствует об участии ТАО в механизмах краткосрочной памяти [3, 142, 145]. К вышеизложенному следует добавить, что при удалении ТАО у обезьян [146] и при повреждении ее у человека [140] страдают наиболее сложные аналитико-синтетические процессы высшей нервной деятельности.

Данные о важной интегративной функции ТАО были получены не только в опытах с удалением этой зоны коры, но и в экспериментах с ее стимуляцией. Так, в поле 5 коры кошек обнаружены точки, внутрикорковая микроstimуляция которых токами малой силы (4-30 мкА) вызывала изолированные движения мышц. У 33 % эффективных точек порог раздражения был менее 10 мкА, а у 45% - 10-20 мкА. Удаление СМК и поля 2 (соматосенсорная кора) не устраняет исследуемых эффектов [119]. Появились сведения о том, что возникающие при раздражении ТАО движения имеют программный характер. Программа движения, запускаемого локальным раздражением ТАО, состоит из первичного набора мышц, которые, как полагают, активируются через систему топографически организованных эфферентных связей ТАО с нейронными представительствами соответствующих мышц в СМК [147, 148].

При стимуляции поля 5 коры мозга обезьян также наблюдали сокращения мышц (в основном проксимальных) конечностей, движение глаз и мышц лица. Причем движения конечностей имеют сложный целенаправленный характер. Однако в сравнении с эффектами стимуляции поля 4 для поля 5 отмечены более высокие

пороги и более грубые движения. Стимуляция поля 7 вызывает движения конечностей, туловища, шеи головы и глаз. Характерно, что у обезьян, как и у кошек, движения эти наблюдаются и после удаления СМК. Это позволило предположить наличие независимого выхода ТАО на исполнительные двигательные аппараты, т.е. к «общему конечному пути». В настоящее время описаны как простые, так и сложные двигательные реакции, вызванные стимуляцией этих полей. Для ТАО, как и для СМК, составлены карты представительства различных движений, вызываемых ее стимуляцией [130]. При раздражении полей 5 и 7 у человека возникают характерные моторные припадки [140].

Раздражение ТАО существенно не отражается на величине безусловных и упроченных условных рефлексах. Однако выявляются различия низко- и высокочастотной стимуляцией этой области коры на эффекты торможения секреции слюны и незначительные изменения в осуществлении программы целенаправленного поведения [64].

Согласно существующим представлениям ТАО, являясь сенсорной ассоциативной зоной коры, участвует, во-первых, в полисенсорной интеграции, во-вторых, в регуляции позы и ориентационных движениях глаз и конечностей [1, 6]. Некоторые исследователи склонны считать, что ТАО скорее участвует в контроле соматосенсорной передачи, чем оказывает прямое моторное влияние на общий конечный путь [120].

На основании клинических данных о проявлениях поражения ТАО и экспериментальных сведений о последствиях разрушения этой области некоторые авторы считают, что функции ТАО не ограничиваются процессами сенсорной интеграции. Они значительно сложнее. В частности, полагают, что ТАО принимает участие как в общем моторном контроле, так и в организации механизмов внимания, мотивации и эмоций [121]. Однако некоторые авторы полагают, что ТАО не осуществляет функцию связи между внешним сигналом и внутренним состоянием, то есть не имеет отношения к мотивационному поведению.

Исходя из того, что в париетальной коре осуществляются процессы ассоциации разнообразной, но специфической информации и формируются более сложные, чем в проекционных, элементы сознания, ТАО человека считают зоной, где возникают субъективные знания об окружающем пространстве и нашем собственном теле. Учитывая важную роль ТАО в осуществлении высших психических функций, ее в совокупности с другими ассоциативными кортикальными полями рассматривают как субстрат высшей интегративной деятельности головного мозга человека, регулирующей процессы биологической и социальной адаптации [149]. В связи с этим следует отметить, что пока не известно в чем суть интеграции «высшего порядка» [34].

Итак, во многих работах, посвященных изучению функций ТАО, выполненных с применением методов ее включения и стимуляции установлены наиболее общие «видимые» эффекты и доказательства участия ТАО разных видов животных и человека в регуляции двигательного поведения. Касаясь вопросов регуляции движений у субприматов и приматов, некоторые исследователи полагают, что у них существует явное соответствие центральных командных механизмов [150].

В отношении механизмов широкого спектра нарушений двигательного поведения или модификации его, наблюдаемых при выключении или стимуляции ТАО, в литературе имеется три основных точки зрения: ТАО играет существенную роль в регуляции движений через мозжечок и далее через СМК; связь ТАО с СМК осуществляется через неостриатный «фильтр» и, наконец, прямая связь ТАО с СМК [13, 106]. Однако во всех этих схемах вне поля зрения оставались прямые связи ТАО со стволовыми и спинальными центрами и, лишь в последние годы было начато всестороннее их изучение.

Наряду с вышеизложенными данными по вопросу регуляции движений париетальной корой в его решение внесен существенный вклад благодаря широкому использованию электрофизиологических показателей. По поводу причастности ТАО к регуляции и запуску движений на основании данных электрофизиологии высказаны как утвердительные. Так и отрицательные суждения. Так как при регистрации ЭЭГ максимум позитивного отклонения в момент предшествующий движению наблюдается в проекции на ТАО, а не на СМК, считают, что инициация движений осуществляется теменной корой, а СМК является исполнительной, но не иницирующей структурой [151]. Показано, что такие, так называемые, потенциалы «готовности» регистрируются билатерально по всей теменной коре. Они возникают за одну секунду до начала движения и совпадают во времени с разрядами нейронов ТАО, на стороне контралатеральной по отношению к приходящей в движение конечности [32]. Резюмируя свои и литературные данные о нейронной активности ТАО и СМК, Е.М.Шмидт с сотрудниками [152] полагают, что информация из ТАО участвует в преобразовании решения выполнить движение в определенный тип активности нейронов СМК, которая непосредственно опережает двигательную реакцию на 100 мс. Однако получены данные, что связанные с движением потенциалы имеют наибольшую амплитуду в СМК и опережают изменения в электромиограмме на 30-400 мс. В ТАО, связанные с движением потенциалы значительно меньшей амплитуды, чем в СМК, но максимум их развития во времени совпадают [98]. Оказалось, что в обоих полушариях различные участки ТАО активируются в зависимости от того, выполняется движение в интра- или экстраперсанальном пространстве. Предполагается, что билатеральная активация ТАО связана с билатеральным хранением моторных программ в памяти [153].

Развитие новейших методов, позволивших одновременно наблюдать поведенческие двигательные акты и активность отдельных нейронов, способствовало прямому изучению вопроса о причастности ТАО к регуляции двигательных реакций. При исследовании биоэлектрической активности ТАО бодрствующих животных получены результаты, которые согласуются с гипотезой об иницирующей и программирующей функции ТАО в отношении движений конечностей. Так, в ТАО показано наличие значительного числа нейронов, реагирующих при активном или пассивном движении передней конечности, движениях головы, лица, глаза [32, 121]. У нейронов ТАО при осуществлении целенаправленного поведенческого акта выявлены временные соотношения между

перестройками их импульсной активности и различными фрагментами произвольного движения животного [148].

В поле 5 коры мозга кошек обнаружены нейроны, активность которых увеличивалась или подавлялась при фиксации взора на световом или звуковом стимуле. Среди нейронов этого поля, активность которых связана с саккадическими движениями глаз, 25% таких клеток активируются перед, а 75% после начала движения глаз [151]. Особенно четкая корреляция между движением глаз и изменением активности нейронов установлена для клеток поля 7 [102, 131, 149]. Анализ активности нейронов поля 5 обезьян в процессе выполнения целенаправленных движений конечностей. Запускаемых звуковым сигналом показал, что около 30 % их изменяют свою активность до начала движения. Среди этих реакций выявлены такие, которые связаны со стимулом и те, которые связаны с движением [152]. Показано также, что активность 61 % нейронов поля 5 коррелирует с движением руки, причем у 23 % клеток частота разрядов коррелирует с максимальной скоростью движения [153]. Изменения активности нейронов ТАО наблюдаются за 40-280 мс до начала движения, а ранние изменения электромиограммы (ЭМГ) мышц руки наступают за 87-100 мс до их сокращения [153]. Авторы считают, что модуляция разрядов нейронов ТАО за 100-280 мс до ранних изменений ЭМГ не может объясняться сенсорной обратной связью, а обусловлены нейронными процессами, происходящими внутри ТАО.

На основании результатов исследования нейронной активности бодрствующих животных была сформулирована гипотеза о существовании в ТАО командного аппарата для запуска и управления движения конечности в непосредственном экстраперсональном пространстве [32]. Эта гипотеза вызвала большую дискуссию. Оппоненты гипотезы считают, что нейроны ТАО. Хотя и активируются в связи с движением, но не вызывают и не определяют его [102]. Они полагают, что функциональные свойства нейронов ТАО определяются сугубо спецификой их афферентных входов. Одним из аргументов в пользу такого мнения считают то, что после выключения ТАО инициация произвольного движения все-таки происходит, а возникающие при этом нарушения касаются пространственного контроля над выполнением двигательного акта [154]. Некоторые авторы пришли к выводу, что ТАО принимает участие в инициации движений и это происходит на основе текущей и извлеченной из памяти информации только в том случае. Когда движение конечностью выполняется в экстраперсональном пространстве [153]. Этот довод согласуется с данными о том, что в ТАО содержатся так называемые нейроны памяти и, в целом эта область неокортекса участвует в механизмах краткосрочной памяти [121]. Нам хотелось бы отметить, что некоторые исследователи, хотя и не согласны с идеей о командной функции ТАО, указывают на важную ее роль в организации внимания животного в пределах экстраперсонального пространства и в обеспечении координации движения конечностей в этом пространстве на основе обратной сенсорной связи, позволяющей осуществлять коррекцию ошибочных движений.

В пользу гипотезы о командной функции ТАО свидетельствуют данные, полученные на обезьянах с интактными и перерезанными дорсальными корешками

на уровне от C_1 до T_7 . Сопоставление активности нейронов ТАО и ЭМГ мышц интактной и деафферентированной конечности позволило выявить в ТАО две функционально различных популяции клеток. Нейроны одной из них (34 %) не имели определенных рецептивных полей и изменяли ФИА за 200-300 мс до начала движения. Относительное число таких нейронов одинаково до и после деафферентации. Нейроны другой популяции (66 %) имели определенные рецептивные поля, изменяли свою активность после начала движения, и их количество значительно уменьшалось после деафферентации [111, 155]. Опираясь на эти наблюдения, авторы полагают, что на части нейронов ТАО, активность которых изменяется в интервале 100-300 мс и более до движения, осуществляются внутрикорковые процессы высшего порядка, результатом которых является формирование импульсных двигательных команд. Уместно отметить, что согласно данным некоторых исследователей нейроны поля 5 активируются в процессе выполнения выученного движения в среднем за 60 мс позже, чем клетки СМК.

Исходя из этих результатов, было высказано предположение, о возникновении упреждающего разряда в СМК, благодаря которому ТАО не посылает импульсной «инструкции» для движения, а, наоборот, получает копию, сформированной в СМК, программы движения [156].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой части обзора хотим обратить внимание на то, что на кафедре физиологии человека и животных и биофизики Таврического национального университета им. В.И.Вернадского в последние два десятилетия проведены систематические и разноплановые исследования, касающиеся организации нейронных механизмов афферентной и эфферентной функций ТАО (см. список работ сотрудников лаборат ории). В результате этих исследований в дополнение к вышеизложенным литературным сведениям выяснено следующее.

В ответ на стимуляцию подкоркового белого вещества в реакцию вовлекаются 86,6 % исследованных нейронов ТАО. Анализ гистограмм скрытых периодов возбудительных реакций, вызванных этим раздражением, показывает, что вовлечение в реакцию новых нервных клеток, а, следовательно, первичный процесс переработки информации в ТАО не превышает 10 мс. 10,0 % реагирующих нейронов отвечают на раздражение подкоркового белого вещества моносинаптическим возбуждением и, следовательно, представляют собой нейроны входа в кору. Такие клетки локализованы во всех слоях коры кроме первого, однако, максимальное их количество расположено во II–IV слоях. У части нейронов входа (4,7 %) ортодромной реакции предшествует антидромный ответ, то есть они являются и нейронами выхода. Это позволяет им передавать поступающие к ним сигналы в другие структуры мозга без задержки во внутрикорковых цепях. Отсутствие моносинаптических и антидромных реакций в ответ на раздражение белого вещества у 61,3 % исследованных нейронов ТАО позволяет заключить, что большинство нервных клеток этой области, вероятно, представляют собой интернейроны внутрикорковых систем переработки поступающей информации.

Показано, что у четверти исследованных нейронов ТАО первичная реакция, вызванная стимуляцией волокон подкоркового белого вещества, представлена торможением. Анализ скрытых периодов тормозных ответов у нейронов входа и предполагаемых интернейронов, зарегистрированных вне- и внутриклеточно, свидетельствует, что такое торможение является поступательным синаптическим, реализующимся преимущественно за счет возбуждения внутрикорковых тормозящих нейронов, роль которых заключается в ограничении распространения возбуждения в коре мозга. При раздражении подкоркового белого вещества соотношение возбуждающихся и тормозящихся клеток среди нейронов входа и интернейронов ТАО составляет 2,6:1,0.

В ТАО на раздражение подкоркового белого вещества 28,7 % нервных клеток активируются антидромно, то есть являются нейронами выхода, аксоны и коллатерали которых образуют длинные ассоциативные связи с сенсомоторной областью, транскаллозальные связи с гомотопическим участком противоположного полушария, а также проекционные пути в ядра моста, пирамидный и кортикоспинальный тракты. Нейроны выхода распределены в теменной коре неравномерно, группами, в которых на поперечном срезе коры они обнаруживаются во всех слоях кроме первого. В поле 5 такие клетки преимущественно залегают в III и V слоях, а в поле 7 - во II и III слоях. Нейроны ТАО, являющиеся источниками проекций в сенсомоторную кору, преимущественно локализованы в поле 5 и передне-средней части поля 7.

Проекции ТАО в СМК имеют определенную организацию и наиболее выражены в моторном представительстве передней конечности, что позволяет рассматривать их как весьма существенные для организации тонких движений. При поступлении афферентного залпа из ТАО в сенсомоторной активируются преимущественно нейроны в III и V слоев, которые как известно, дают начало пирамидному тракту.

Анализ плотности стоков синаптического тока и временных параметров ВПСП, возникающих в нейронах СМК в ответ на раздражение теменной, показал, что мощные возбуждающие влияния ТАО передаются в указанные слои моносинаптически, что приводит к возбуждению нейронов выхода СМК, аксоны которых формируют пирамидный, кортикоспинальный и кортикорубральный пути передачи двигательных команд. Установлено, что к быстропроводящим нейронам выхода СМК поступают, как правило, коротколатентные влияния. Такая организация обеспечивает быструю реализацию поступающей из ТАО информации.

В ответ на одиночное раздражение ТАО, благодаря активации механизма мощного афферентного торможения, вовлечение в импульсные реакции нейронов СМК заканчивается практически в первые 10 мс, что обусловлено включением в реакцию внутрикорковых тормозящих нейронов. Отношение возбуждающихся нервных клеток к тормозящимся составляет 1,2:1,0.

Связи между ТАО и СМК являются двусторонними однако эфферентные влияния ТАО коры на нейроны СМК являются значительно более мощными, чем идущие в обратном направлении. Импульсация из ТАО играет определяющую роль в

интеграции сигналов, поступающих из разных источников в СМК, в том числе и на нейронах выхода с проекцией аксона в пирамидный и кортикосубральный тракты.

В ответ на одиночную стимуляцию ТАО более чем у 70,0 % исследованных интернейронов шейного отдела спинного мозга выявлены фазные начально-возбудительные или начально-тормозные реакции. Анализ скрытых периодов возбудительных реакций показывает, что значительная часть влияний из ТАО передается на интернейроны шейного отдела спинного мозга по моно- и олигосинаптическим путям. Полученные данные свидетельствуют, что активация ТАО оказывает выраженные модулирующие влияния на интегративные процессы в нейронах спинного мозга, которые по своей эффективности сопоставимы с влиянием СМК. Влияния из ТАО и СМК на каждый отдельный интернейрон носят выраженный дифференцированный характер.

В дополнение к известным данным о широкой конвергенции к нейронам ТАО разномодальных афферентных влияний показано, что такая конвергенция выражена различно у разных в функциональном отношении нейронов этой области и зависит от места нейрона во внутрикорковой цепи передачи информации. Так, среди нейронов входа и интернейронов внутрикорковых цепей, клетки реагирующие на разномодальные периферические раздражения, составляют 46,0 %, а среди нейронов выхода их доля достигает 73,0 % у нейронов с проекцией аксонов в сенсомоторную кору и 90,0 % - у нейронов-источников проекций в пирамидный тракт. Таким образом, нейроны выхода из ТАО в структуры, связанные с реализацией моторных команд, получают информацию из различных сенсорных систем. Адекватная интеграция этих влияний обеспечивает поступление по строго определенным каналам в СМК и сегментарный аппарат спинного мозга команд, необходимых для реализации и коррекции сложных движений. В пользу избирательного включения нисходящих влияний ТАО свидетельствует и тот факт, что относительное количество первично тормозящихся нейронов, проецирующихся в белое вещество, сенсомоторную кору и пирамидный тракт, достаточно высоко и находится в зависимости от модальности раздражения.

Нами установлено, что 97,5 % нейронов ТАО бодрствующих кошек изменяют импульсную активность в период подготовки к произвольному движению или на разных стадиях его выполнения. При этом 82,0 % нейронов ТАО, проецирующихся в СМК, изменяют (как правило учащают) частоту импульсации за 360-880 мс до появления электромиографического ответа в мышцах рабочей конечности. У таких идентифицированных нейронов, импульсная активность и реакции, связанные с движением, более значительно изменяются под влиянием периферических сенсорных посылок, чем у нейронов с неустановленной проекцией аксона.

На основании полученных данных можно заключить, что ТАО мозга кошки является важнейшим источником проекций в СМК и вместе они образует единый функциональный комплекс. Благодаря наличию афферентных входов из различных сенсорных систем и множественным проекциям в моторные центры, включая общие конечные пути, ТАО играет важнейшую роль в реализации и коррекции моторных команд. Наличие в ТАО нейронов, которые активируются при раздражении одной моторной структуры ортодромно, а на стимуляцию другой –

антидромно, позволяет считать, что определенная часть нервных клеток этой области выполняет релейную функцию при взаимодействии внутримозговых структур, связанных с управлением движениями. Исследование активности нейронов ТАО при выполнении инструментальных условных рефлексов показывает, что эта область неокортекса участвует в афферентном синтезе, организации, инициации и реализации произвольных движений.

Результаты сотрудников лаборатории исследования нейронной активности детально представлены в следующих публикациях.

Список работ сотрудников лаборатории исследования нейронной активности кафедры физиологии человека и животных и биофизики Таврического национального университета им. В.И. Вернадского, касающиеся изучения структурно-функциональной организации теменной ассоциативной области неокортекса

1. Коренюк И.И., Павленко В.Б. Реакции нейронов ассоциативной коры на раздражение подкоркового белого вещества //Физиол. журн., - 1982. – 28, № 2. - С. 139-144.
2. Коренюк И.И., Павленко В.Б. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения в нейронах теменной ассоциативной коры кошки при разномодальной стимуляции //Физиол. журн. – 1983. – 29, № 6. – С. 651-657.
3. Коренюк И.И., Павленко В. Б. «Реакции нейронов ассоциативной коры на раздражение подкоркового белого вещества» //Физиол. журн., - 1982. - 28, № 2. - С. 139-144.
4. Коренюк И.И., Усаченко Н.М. «Реакции нейронов теменной ассоциативной коры мозга кошки, посылающих аксоны в пирамидный тракт, на периферические раздражения» //Нейрофизиология, - 1988. - 20, №3. - С. 447-456.
5. Коренюк И.И., Хитрова Т.В.«Электрофизиологическое изучение проекций теменной ассоциативной области в двигательную зону коры головного мозга» //Физиол. журн.- 1985. - 31, № 2. - С.126-133.
6. Коренюк И.И., Хитрова Т.В.«Электрофизиологическая характеристика корково-корковых связей теменной ассоциативной области коры головного мозга кошки (поле 5) с моторной корковой зоной. //Физиол. Ж. СССР. – 1985. – 71, № 3. – С. 366-372.
7. Коренюк И.И., Павленко В.Б. «Особенности свойств нейронов разных структурно-функциональных групп теменной ассоциативной коры» //Физиол. ж. - 1985. - 71, №10. - С. 1185-1191.
8. Павленко В.Б. О взаимодействии процессов возбуждения и торможения в нейронах теменной ассоциативной коры– Автореф. дис ... док. биол. наук. – Киев, 1983. – 25 с.
9. Коренюк И.И., Хитрова Т.В. «Нейронная организация корково-корковых связей между теменной ассоциативной и моторной областями коры головного мозга кошки» //Физиол. ж., - 1986. - 32, №2.- С. 137-144.
10. Коренюк И.И., Усаченко Н.М., Павленко В.Б. «Реакции нейронов ассоциативной теменной коры мозга кошки на стимуляцию те пирамидного тракта» //Физиол. ж., - 1986. - 32, №3. - С. 272-278.
11. Коренюк И.И. «Реакции нейронов моторной коры на раздражение теменной ассоциативной области»//Физиол. ж., - 1987. - 33, №1. - С.19-26.
12. Коренюк И.И., Усаченко Н.М. «Реакции нейронов теменной ассоциативной коры мозга кошки, посылающих аксоны в пирамидный тракт, на периферические раздражения» //Нейрофизиология, - 1988. - 20, №3.- С.310-318.
13. Коренюк И.И., Ильичева Т.В. «Реакции нейронов теменной ассоциативной области коры головного мозга бодрствующей кошки на световую и звуковую стимуляцию», Физиол. ж., - 1988. - 34, №2, С.15-20.
14. Коренюк И.И. «Реакции интернейронов шейного утолщения спинного мозга кошки на раздражение теменной ассоциативной зоны коры» //Физиол. журн.- 1989. - 75, N4. - С.447-456.
15. Korenyuk I.I., Usatcenko N.M. Responses of the pyramidal tract parietal association cortex neurons to periferal stimulation //J. Neurofisiol. – 1989. – 52, №2. – P. 340-348.

16. Коренюк И.И. Нейронные механизмы афферентной и эфферентной функций теменной ассоциативной области коры мозга. – Автореф. дис ... док. биол. наук. – Л., 1990. – 44 с.
17. Орлова Т.В. Электрофизиологическое исследование связей между теменной ассоциативной и моторной зонами коры головного мозга кошки. – Автореф. дис ... канд. биол. наук. – М., 1990. – 24 с.
18. Коренюк О.І. Електрофізіологічне дослідження функціональних зв'язків між тім'яною асоціативною і первинними сенсорними ділянками кори мозку. – Автореф. дис ... канд. биол. наук. – Сімферополь, 1990. – 22 с.
19. Ильичева Т.В., Хитрова-Орлова Т.В., Коренюк И.И., Павленко В.Б. Активность париетофронтальных нейронов кошки при выполнении произвольного движения // Физиол. журн. – 1991. - 77, №2. - С. 9-16.
20. Korenyuk I.I., Hytrova-Orlova T.V., Il'icova T.V., Pavlenko V.B. The cat parieto-frontal unit activity during voluntary movement” //Neurosci a. Behav. Physiol. – 1992. - 12, №2. - P. 217-225.
21. Ильичева Т.В. Активность отдельных нейронов теменной области коры головного мозга кошки при выполнении произвольных движений. – Автореф. дис ... канд. биол. наук. – Симферополь, 1992. – 22 с.
22. Коренюк И.И., Бруннер Е.Ю. «Характеристика реакций нейронов теменной ассоциативной коры кошки на электростимуляцию нижнечелюстной ветви тройничного нерва» // Ученые записки СГУ – 1997. - 43, № 4. - С.167-181.
23. Коренюк И.И., Бруннер Е.Ю. «Особенности динамики параметров реакций нейронов поля 5 в условиях многократной ритмической стимуляции нижнечелюстной ветви тройничного нерва» // Ученые записки СГУ. – 1997. - 43, № 4. - С.182-192.
24. Бруннер Е.Ю. Реакции нейронов теменной коры на электростимуляцию тройничного нерва // Вестник проблем биол. и мед.— 1997.— №19.— С.65-81.
25. Бруннер Е.Ю. Динамика параметров реакции нейронов теменной коры при многократной ритмической стимуляции тройничного нерва // Вестник проблем биол. и мед.— 1997.— № 22.— С.55-71.
26. Бруннер Є. Ю. Мікроелектрофізіологічне дослідження функціональної організації зв'язків тім'яної асоціативної кори з трійчастим нервом. – Автореф. дис ... канд. биол. наук. – Симферополь, 1997. – 22 с.
27. Коренюк И.И. “Функціональні зв'язки тім'яної асоціативної і первинних ділянок неокортексу” // Физиол. журн. – 1998. - 44, № 3. - С. 36-37.
28. Коренюк І.І., Бруннер Є.Ю. «Характеристика реакцій нейронів тім'яної асоціативної ділянки (поле 5) на електростимуляцію трійчастого нерву» // Физиол. журн. – 1998. - 44, № 3. - С. 94.
29. Коренюк И.И. Организация связей теменной ассоциативной коры с первичными сенсорными зонами неокортекса // Нейрофизиология.- 2000. - 32, №6. - С. 429-436.

Список литературы

1. Батуев А.С. Высшие интегративные системы мозга.- М.:Наука, 1981.- 255 с.
2. Казаков В.Н., Шевченко Н.И., Крахоткина Е.Д. Ассоциативные связи теменной коры головного мозга кошки // Нейрофизиология.- 1981.- 13, №1.- С. 3-6.
3. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем.- М. Высшая школа, 1983.- 247 с.
4. Валюх Т.П., Соллертинская Т.Н. Электрофизиологическое исследование гиппокампо-неокортикальных связей у кроликов // Физиол. журн. СССР.- 1985.- 71, №4.- С. 428-438.
5. Адрианов О.С. О принципах организации интегративной деятельности мозга.- М.: Медицина, 1976.- 273 с.
6. Адрианов О.С., Бабминдра В.П., Кукуев Л.А., Толченнова Г.А. Структурная характеристика таламо-париетальных взаимоотношений // Эволюция теменных долей мозга.- Л., 1973. - С. 7-43.
7. Мосидзе В.М. Межполушарная интеграция // Частная физиология нервной системы. Руководство по физиологии.- Л., 1983.- С. 690-718.

8. Нарикашвили С.П. Ассоциативная область коры больших полушарий головного мозга и ее взаимодействие с сенсорными зонами //Ж. высш. нервн. деят. – 1969. – 19, №1. – С. 110-123
9. Buser P. Higher functions of the nervous system //Ann. Rev. Physiol.- 1976.- 88.- P. 217-245.
10. Беритов И.С. Структура и функции коры большого мозга.- М.:Наука, 1969.- 532 с.
11. Bental E., Bihari B. Evoked activity of single neurons in sensory association cortex of the cat //J. Neurophysiol.- 1963.- 26, №2.- P. 207-214.
12. Горбачевская А.И. Кортиконигральные проекции у кошки //Арх.анат. гистол. и эмбриол. – 1985. – 86, №5. – С.5-11.
13. Hanson D.G. Honrubia V. Evoked responses from peripheral stimulation of the facial nerve //Amer. J. Otolaryngol. – 1985. – 6, №2. P. 98-102
14. Powell T.P.S. The somatic sensory cortex //Brit. Med. Bull.- 1977.- 33, №2.- P. 129-135
15. Микеладзе А.Л., Кикнадзе Г.И. К изучению эфферентных связей теменной области головного мозга кошки //Сообщ. АН Груз. ССР. - 1965.- 38, №1.- С. 441-444.
16. Фанарджян В.В., Папоян Е.В., Мадатян О.А. Коллатеральное ветвление аксонов эфферентных нейронов теменной коры кошки //Физиол. ж.- 1989. – 75, №8. – С. 1025-1031.
17. Толкунов Б.Ф., Артемова В.В. Электрические корреляты произвольного движения наблюдаемые в сенсомоторной коре и подкорковых ядрах мозга обезьяны //Глубин. Структуры мозга и поведение. – Ереван, 1985. – С. 198-209.
18. Толченова Г.А. Нейронная организация теменной ассоциативной коры кошки //Нервная система.- Л.: Из-во ЛГУ, 1978.- Вып. 18.- С. 16-30.
19. Суворов Н.Ф., Данилова Н.К. Сравнительное изучение роли активации ассоциативных и проекционных зон коры больших полушарий в условнорефлекторной деятельности // Ассоциатив. системы мозга. Л., 1985. – С. 153-159.
20. Burton H., Kopf E.M. Ipsilateral cortical connections from the second and fourth somatic sensory areas in the cat //J. Comp. Neurol. – 1984. – 225, №4. - P.527-553.
21. Szentagothai J. The neuron network of the cerebral cortex: a functional interpretation action //Proc. Ras. Soc. London.- 1978.- 201.- P. 219-248.
22. Thompson R., Jonson R., Hoopers J. Organization of auditory somatic sensory and visual projection to association fields of cerebral cortex in the cat //J. Neurophysiol.- 1963, a.- 26, N3.- P. 343-364.
23. Шандра А.А., Макулькин Р.Ф. Афферентные кортико-кортикальные связи орбитофронтальной коры //Физиол. ж. – 1979. – 65, №3. – С. 321-329.
24. Бурчинская Л.Ф. Нейронный состав и межнейронные связи поля 5 теменной ассоциативной области коры мозга кошки //Физиол. журн.- 1979,а.- 11, №1.- С. 35-42.
25. Бурчинская Л.Ф. О группах пирамидных нейронов поля 5 теменной ассоциативной области коры мозга кошки //Физиол. журн.- 1979,б.- 25, №5.- С. 518-528.
26. Ипекчян Н.Н., Баклаваджян О.Г. Проекция полей 5 и 7 в подразделения сенсомоторной области коры мозга кошки //Нейрофизиология.- 1988.- 20, №3.- С. 319-326.
27. Гуревич М., Хачатурян А., Хачатурова А.А. Методика составления цитоархитектонических карт и измерения полей. К цитоархитектонике коры большого мозга фелидов.//Труды ин-та высш. нервн. дят-ти. №1. М.; Медгиз 1929. С. 159-187.
28. Петржек И. Коротколатентные корковые акустические реакции у кошек //Ассоциативные системы мозга.- Л., 1985.- С. 108-113.
29. Полякова А.Г. Функциональная организация ассоциативной коры головного мозга.- М.: Наука, 1977. - 168 с.
30. Strick P.L., Kim C.C. Input to primate motor cortex from posterior parietal cortex (area 5). Demonstration by retrograde transport //Brain Res.- 1978.- 157.- N2.- P. 325-330.
31. Garman J.B., Cowan W.M., Powell T.P.S. The organization of corticostriate connections in the rabbit //Brain. 1963. – 86, №3. – P. 525-562.
32. Mizuno N., Konish F., Sato M. Thalamic afferents to the rostral portions of the middle suprasylvian gyrus of the cat //Exp. Neurol. – 1975. – 48, №1. – P. 79–87.
33. Бабминдра В.П., Толченова Г.А., Шевченко Н.Н. Ассоциативные связи теменной области коры головного мозга //Нейрофизиология.- 1980.- 12, №1.- С. 13-17.

-
34. Кавамура К., Макаров Ф.Н. Ультраструктурная организация окончаний внутри- и межполушарных волокон ассоциативной коры мозга кошки //Арх. анат. гистол. эмбриол.- 1973.- 64.- №1.- С. 49-56.
 35. Казаков В.Н., Евтушенко С.Я., Казеннова Л.М. О путях изучения механизмов интегративных процессов в ассоциативных системах мозга //Физиол. журн.- 1984.- 30, №5.- С. 603-610.
 36. Казаков В.Н., Измestьев В.А., Прокофьева Н.В., Шевченко Н.И. Возможные механизмы распространения торможения в коре головного мозга //Физиол. ж. 1985. – 31, №5. – С.545-554
 37. Seal J., Commenges D. A quantitative analysis of stimulus - and movement-related responses in the posterior parietal cortex of the monkey //Exp. Brain Res. .- 1985.- 58, №1.- P. 144-153.
 38. Сенаторов В.В. Организация афферентных входов парietальной ассоциативной области (поле 7) и зоны Клер-Бишопа неокортекса кошки //Нейрофизиология.- 1981.- 13, №6.- С. 612-620.
 39. Серков Ф.Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.- Киев: Наук. думка, 1977.- 216с
 40. Брейгенберг В. Кора головного мозга – интегратор информации сенсорных входов //Вестн. ЛГУ.- 1982.- №21.- С. 48-55.
 41. Gatter K.C., Winfield D.A., Powell T.P.S. The neurons of the cortex of areas 4 and 17 in the cat and rat. In preparation.- 1977. (цитировано по Mountcastle et al. 1981).
 42. Niimi K., Matsuoka H., Yamazaki Y., Katayama T. Thalamic afferents to the anterior and middle suprasylvian gyri in the cat traced with horseradish peroxidase //J.Hirnforsch.- 1983.- 24, N2.- P. 173-187.
 43. Hassler R., Muhs-Clement K. Architektonischer Aufbau des sensomotorischen und parietalen Cortex der Katze //J. für Hirnforschung.- 1964.- 6.- №6.- P. 373-420.
 44. Василевский Н.Н. Нейронные механизмы коры больших полушарий.- Л.: Медицина,, 1961.- 191 с.
 45. Kelly J.S. Polysensory cortical lesions and auditory temporal pattern discriminations in the cat //Brain Res. – 1974. – 80, №2. – P. 317-327.
 46. Squadrito S., Galetti C., Battaglini P., Riva S. Bilateral cortical projections from cat visual areas 17 and 18. An autoradiographic study //Arch. Ital. boil. – 1981. – 119, №1. – P. 1-20.
 47. Oka H., Jinnai K., Yamamoto T. The parieto-rubro-olivary pathway in the cat //Exp. Brain Res. – 1979. 37, №2. – P. 115-125.
 48. Kitsikis A., Steriade M. Thalamic, callosal and reticular converging inputs to parietal association cortex in cat //Brain Res.- 1975.- 93.- №3.- P. 516-524.
 49. Лагутина Н.П., Джалагония Ш.Л. О роли теменной области коры больших полушарий в двигательных пищевых условных рефлексах обезьяны //Ж.выш.нервн.деят.- 1964. – 14. – С. 789-794.
 50. Rojik I., Toldi J., Feher O. Afferent fibers to the anterior suprasulvian gyrus from the medial geniculate body of cat //Neurosci. Lett.- 1984.- 51, №1.- P. 43-46.
 51. Amassian V.E. Studies on organization of a somesthetic association area, including a single unit analysis //J. Neurophysiol.- 1954.- 17, №1.- P. 39-58.
 52. Samejima A., Yamamoto T., Ito J., Oka H. Two groups of corticofugal neurons identified with the pontine stimulation in the cat parietal association cortex: an intracellular HRP study //Brain Res.-1985.- 347.- №1.- P. 117-120.
 53. Олешко Н.Н. Эфферентные связи хвостатого ядра кошки, исследованные с помощью ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена //Нейрофизиология.- 1985.- 17, N4.- С. 509 - 517.
 54. Mountcastle V.A., Linch J.C., Georgopoulos A., Sakata H., Acuna C. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for the operations within extrpersonal space //J. Neurophysiol.- 1975.- 35.- P. 871-908.
 55. Niemer W.T., Jimenes-Castellanos J. Cortico-thalamic connections with cat revealed by physiological neuronography //J. Comp. Neurol. – 1950.- 93. - P. 101-123.
 56. Roland P.E. Organization of motor control by normal human brain //Hum. Neurobiol. – 1984. 2, №4. – P.205-216.
 57. Васильева Л.А. Кортикальные проекции дорсомедиального и заднее-латерального ядер таламуса //Журн. высш. нервн. деятельности.- 1971.- 21, №2.- С. 535-594.

-
58. Волошин М.Я., Гончар Ю.А., Прокопенко В.Ю. Взаимоотношение возбуждения и торможения в реакциях нейронов поля 5b ассоциативной коры головного мозга кошки на стимуляцию релейных ядер таламуса //Физиол. журн.- 1985.- 31, №5.- С. 604-611.
 59. Robertson R.T., Mayers K.S., Teylor T.J. et al. Unit activity in posterior association cortex of cat //J. Neurophysiol.- 1975.- 38, N4.- P. 780-794.
 60. Артемнко Д.П., Мамонец Т.М. Реакции нейронов задней супрасильвиевой извилины кошки на разные раздражители //Нейрофизиология.- 1972.- 4, №4.- С. 375-383.
 61. Diamond J.T., Jones E.S., Powell T.P.S. The association connections of the auditory cortex of the cat// Brain. Res.- 1968.- 11.- N4.- P. 560-579.
 62. Ермолаева Ю.Ю. Морфология и топология афферентных связей соматосенсорных зон 1 и 2 коры кошки //Журн. высш. нервн. деятельности.- 1971.- 21, №3.- С. 603-611.
 63. Оганисян А.А. Проводящие пути спинного мозга и их взаимозаменяемость. Сенсорные тракты.: Наука, 1978.- 184 с.
 64. Советов А.Н. Роль ассоциативных (теменных) зон коры большого мозга собаки в условнорефлекторной деятельности //Ж.высш.нервн.деят. – 1967. – 17, №1. – 57-68 с.
 65. Ермоленко С.Ф., ХасабовГ.А., Павлидиас Т.П., Лебедева Н.Е. Эфферентные проекции хвостатого ядра на кору головного мозга обезьяны //Арх. Анат. гист. и эмбриол. – 1978. – 71, №8. – С. 9-14.
 66. Филимонов И.Н. Сравнительная анатомия большого мозга млекопитающих //Памокортекс, архикортекс и межучочная кора. – М.:Наука 1949. – 158 с.
 67. Баклаваджян О.Г. Центральные механизмы гомеостаза //Частная физиология нервной системы-Л.:Наука, 1983.- С 218- 312.
 68. Майский В.А., Серков Ф.Н. Ретроградно меченые пероксидазой хрена и флюорохромами таламические источники афферентных проекций в теменную ассоциативную кору головного мозга кошки //Физиол. журн.- 1986.- 32, №6.- С. 722-732.
 69. Мамонец Т.М. Влияние раздражения ретикулярной формации среднего мозга на активность ассоциативной коры кошки, вызванную транскаллозальной стимуляцией //Физиол. журн.- 1984.- 30, №5.- С. 617-624.
 70. Эзрохи В.Л., Тарасова Л.Ю., Деревянин В.И., Макаров Ф.Н. Модульная организация каллозальных нейронов в сенсомоторной области коры мозга кролика //Нейрофизиология. – 1984. – 16, №4. – С. 451-457.
 71. Burband P., Gross Ch., Bioulac B. Periferal inputs and early unit activity in area 5 of the monkey during a trained forelimb movement //Brain Res.- 1985.- 337, №2.- P. 341-346.
 72. Сторожук В.М. Функциональная организация нейронов соматической коры.- Киев: Наук. думка, 1974.- 270с.
 73. Leinonen L. Integration of somatosensory events in the posterior parietal cortexof the monkey //Somatosensory Mech.Proc. Int. Symp., Stockholm, June 8-10, 1983.- New York; London, 1984.- P.113-124.
 74. Дзугаева С.Б. Проводящие пути головного мозга человека). М. Медицина, 1975, - 255 с.
 75. Buser P., Bignall K. Nonprimary sensory projections on the cat neucortex //Int. Rev. Neurobiol.- 1967.- 10, №2.- P. 111-124.
 76. Жвания М.Г. Распределения внутрикорковых волокон в теменной ассоциативной области большого мозга кошки //Арх. анат. гист. и эмбриология.- 1981.- 80, № 6.- С. 11-17.
 77. Агнаев А.К Заркешев Э.Г. Влияние обратимого холодового выключения сенсомоторной коры на активность нейронов корковой области //Журн. высш. нервн. деятельности.- 1979.- 29, №5.- С. 1090-1092.
 78. Kawano K., Saaki M., Yamashita M. Discharge modulation of visual tracking neurons in the monkey posterior parietal association cortex by natural vestibular stimulation //J. Physiol. Soc. Jap. – 1980. – 42, №8-9. – P.283-290.
 79. Somogyi P.A. Freund T.F., Cowey A. The axo-axonic interneuron in the cerebral cortex of the rat, cat and monkey //Neuroscience. – 1982. – 7, №11. – P. 2577-2608.
 80. Jeneskog T., Padel Y. Cerebral cortical areas of origin of excitation and inhibition of rubrospinal cells in the cat //Exp. Brain Res.- 1983.- 50.- №2-3.- 309-320.
 81. Jones E.G., Burton H., Porter R. Commisural and corticocortical “columns” in the somatic sensory cortex of primate //Science. – 1975. – 190, №4214. – P. 572-574.

-
82. Демьяненко Г.П. Нейронный состав поля 5 теменной коры кошки. // *Нейрофизиология.*- 1983.- 15. №2.- С. 135-137
 83. Школьник-Ярос В.Г. Нейроны и межнейронные связи: зрительный анализатор.- Л.: Медицина, 1965.- 234 с.
 84. Дзаидишвили Н.Н., Унгадзе А.А. Взаимодействие задней цингулярной коры супрасильвиевой извилины // *Изв.АН СССР. Сер биол.* - 1985.- 11, №1.- С. 12-18.
 85. Шевко Г.Н., Афонский А.С. Реакции нейронов теменной ассоциативной коры (поле 5) головного мозга кошки при осуществлении условнорефлекторного движения // *Нейрофизиология.* – 1987. – 19, №2. – С. 223-232.
 86. Шабан В.М. Реакции нейронов переднего отдела супрасильвиевой извилины на периферические раздражения различных модальностей // *Нейрофизиология.*- 1972.- 4, №4.- С. 368-374.
 87. Измestьев В.А. Нейронная организация афферентных входов теменной ассоциативной области коры головного мозга кошки: Автореф. дис... канд. мед. наук.- Донецк, 1975.- 22с.
 88. Ревичин А.В. Ретроградное прослеживание источников корковых проекций на полосатое тело и оград у кроликов с помощью голубого Эванса // *Нейрофизиология.* . 1983, - 15, №1. – С. 99-101.
 89. Steriade M., Kitsikis A., Oakson G. Thalamic inputs and subcortical targets of cortical neurons in areas 5 and 7 of cat // *Exp. neurol.*- 1978.- 60.- №3.- P. 420-442.
 90. Webster K.E., Irvin D.R.F., Thompson R.F. Acoustic tuning of single cells in middle suprasylvian cortex of cat // *Brain Res.*- 1974.- 76, №3.- P. 493-502.
 91. Joseph O.P. Girond P. Visuomotor properties of neurons of the anterior suprasylvian gyrus in the awake cat // *Exp. Brain Res.* – 1986. – 62, №2. P. 355-362.
 92. Минаева В.М. Верхняя теменная и постцентральной области // *Архитектура волокон коры большого мозга человека.* М.:1972. – С. 49-58.
 93. Шумихина С.И. Вызванные потенциалы в зрительной и ассоциативной коре бодрствующих кошек при парной однородной стимуляции наружного коленчатого тела и подушки // *Нейрофизиология.* – 1985, - 16, №4. – С. 497-505.
 94. Аставацатрян Э.Г. Транскаллозальные импульсные реакции нейронов теменной ассоциативной коры кошки // *Биол. Ж. Армении.* – 1988. – 41, №3. – С. 221-226.
 95. Серков Ф.Н. Корковое торможение.- Киев: Наук. думка.- 1986.- 248 с.
 96. Мамонец Т.М. О конвергенции транскаллозальных и других афферентных импульсов на нейронах ассоциативной коры кошки // *Физиол. журн.*- 1983.- 29, №6.- С. 666-672.
 97. Пронькин В.Т. Электрофизиологический анализ функциональной организации теменной ассоциативной коры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Ростов-на-Дону, 1983.- 20 с.
 98. Тараненко В.Д., Кашаева К. Реакции нейронов изолированной полоски ассоциативной коры (поля 5) мозга кошки на внутрикорковое раздражение // *Физиол. журн.*- 1983.- 29, №2.- С. 168-175.
 99. Eidelberg E. Locomotor control in macaque monkeys // *Regul. Funct. CNS princ. Motion and Organ Proc.* 28th Int. Congr. Physiol. Sci. Budapest, 13-19 July, 1980. Budapest, Oxford, 1981. – 1/ - P.187-188.
 100. Бабаян С.А. Эффлекторные пути теменной области мозга собаки // *Изв. АН Арм.* – 1957. – 10, № 6. – С. 75-79.
 101. Nauta W.J.H. Neural associations of the frontal cortex // *Acta neurobiol., exp.*- 1972.- 32, N2.- P. 125-140.
 102. Renaud L.P., Kelly J.S. Simultaneous recordings from pericruciate pyramidal tract neurons response to stimulation of inhibitory pathways // *Brain. Res.*- 1974.- 79, №1.- P. 29-44.
 103. Артеменко Д.П., Мамонец Т.М. Реакции нейронов поля 5 супрасильвиевой извилины на раздражение вентро-постеро-латерального таламуса // *Нейрофизиология.*- 1974. - 6, N5.-С. 458-464.
 104. Irvine D.R.F., Huebner H. Acoustic response characteristics of neurons in nonspecific areas of cat cerebral cortex // *J. Neurophysiol.*- 1979.- 42, №1.- P. 107-122.
 105. Maciewicz R.J. Afferents to the lateral suprasylvian gyrus of the cat traced with horseradish peroxidase // *Brain Res.*- 1974.- 78, №1.- P. 1139-1145.
 106. Albe-Fessard D., Fessard F. Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level // *Progress in brain res.* Am Amsterdam; London; New-York. – 1963. P.114-154.
 107. Samejima A., Yamamoto T., Ito J., Oka H. Two groups of corticofugal neurons identified with the pontine stimulation in the cat parietal association cortex: an intracellular HRP study // *Brain Res.*-1985.- 347.- №1.- P. 117-120.

-
108. Нарикашвили С.П., Тимченко А.С., Каджая Д.В. Ответная активность разных участков ассоциативной области коры полушарий головного мозга кошки //Нейрофизиология, 1970, б.- 2, №2.- С. 126-139.
 109. Котляр Б.И., Майоров В.И., Иващенко Д.И. Роль передних отделов ассоциативной коры в программировании условнорефлекторных движений у кошек //Ассоциативные системы мозга.- Л.: Наука, 1985.- С. 196-202.
 110. Урганджян Т.Г., Аветисян З.А., Цакаян К.В. Электрофизиологическое исследование роли коры больших полушарий в компенсаторном восстановлении функций //Физиол.ж.- 1985. – 71, № 1. – с, 42-49.
 111. Schmidt E.M., Jost R. G., Davis ЛюЛю Cortical cell discharge pattern in anticipation of a trained movement //Brain Res. – 1974. – 75, №2. – P. 309-311.
 112. Rydenhag B., Olausson B., Shyn B., Anderson S. Localized responses in the midsuprasylvian gyrus of the cat following stimulation of the central lateral nucleus in thalamus //Exp. Brain Res.- 1986.- 62.- №1.- P. 4-24.
 113. Куликов Г.А., Клименко В.Ю., Васильева Л.А., Петржек И.М. Вызванные потенциалы сенсомоторной и теменной областей коры мозга кошки на тональные стимулы //Журн. высш. нервн. деят.- 1984.- 34, №1.- С. 89-97.
 114. Орлова Т.В. Об афферентных источниках теменной коры головного мозга //Структурно-функциональные механизмы корковой интеграции. Горький, 1976.- С. 43-46.
 115. Allen G., Tssukahara N. Cerebro-cerebellar communication system //Physiol.Rev. – 1974. 54, №4. – P. 957-1006.
 116. Pearson R.C.A., Powel T.P.C. The proections of the primary somatic sensory cortex upon area 5 in the monkey // Brain Res. Rev.- 1985.- 9.- №1.- P. 89-107.
 117. Thompson R., Smith H., Bliss D. Auditory somatic sensory and visual response interactions and interrelations in association and primary cortical fields of the cat //Ibid.- 1963,b.- 26, №3.- P. 365-378.
 118. Крагин Ю.Г. Анализ сигналов мозгом.- Л.: Наука, 1977.- 240 с.
 119. Toldi J., Feher O., Reher L. Dynamic interactions of evoked potentials in a polysensory cortex of the cat //Neuroscience. – 1984. – 13, №3. – P.645-652.
 120. Обухова Г.П., Лосева И.В. Кортиковые афферентные входы переднего двухолмия кошки //Анатом. гистол. и эмбриол.- 1984.- 86, №6.- С. 11-15.
 121. Рыбаков В.Л. Организация афферентных связей двигательной коры головного мозга кошки // (Электронно-микроскопическое исследование) ДАН СССР – 1975. – 220, №4. – С. 990-992.
 122. Чигринов И.А. Динамика нейронной организации теменной коры мозга кошки при развитии сна : Автореф. дис. ... канд. биол. наук – Ростов-на-Дону, 1983. – 23 с.
 123. Avendano C., Raussele E., Reinoso-Suarez F. Thalamic projections to area 5a and 5b of the parietal cortex in the cat: A retrograde horseradish peroxidase study //J. Neurosci.- 1985.- 5, №6.- P. 1446-1470.
 124. Dow B.M., Dubner R. Single unit responses to moving visual stimuli in middle suprasylvian gyrus of the cat //J. Neurophysiol.- 1971.- 34, №1.- P. 47-55.
 125. Нувариен J. Sensory guidance of motor acts by the parietal associative area 7 in alert monkey. Механизмы организации движений. – Л.: Наука. – 1976. – С. 196-199.
 126. Kawamura K. Cortico-cortical fiber connections of the cat cerebrum. II The parietal region // Brain res.- 1973.- 51, №1.- P. 23-40.
 127. Толченова Г.А., Шихгасанова И.Ш., Батуев А.С. Созревание таламических входов в ассоциативные области неокортекса в постнатальном онтогенезе у кошек //Нейрофизиология.- 1984.- 16, №1.- С. 11-18.
 128. Туркин В.В. Реакции супрасильвиевой извилины коры мозга кошки на тональные раздражения //Физиол. журн.- 1985.- 31, №4.- С. 392-397.
 129. Bignall K.E., Singar P., Herman C. Interaction of cortical and peripheral inputs to polysensory areas of the cat neocortex //Exp. Neurol.- 1967.- 18, N2.- P. 194-209.
 130. Heath C., Jones E. The anatomical organization of supra- sylvian gyrus of the cat //Ergbnisse der anatomic und Entwicklungsgeschichte.- 1971.- 45.- №3.- P. 3-64.
 131. Kand Y., Endo K., Araki T., Mitani A. Dual model of projections from the parietal to the motor cortex in the cat. //Exp. Brain Res.- 1986.- 62.- №2.- P. 281-292.

-
132. Таиров О.П. Топография ассоциативных ответов в теменной коре кошки //Вест. ЛГУ. – 1970. – 15, №3. – С. 80-86.
 133. Reinoso-Suarez F. Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen.- Darmstadt, 1961.- 48 s.
 134. Антонова Т.М. Структурные основы надежности функционирования корковых нейронов// Успехи современной биологии.- 1982.- 94.- №2.- С. 253-268.
 135. Бианки В.Л., Божко Г.Т., Шрамм В.А. Сравнительная характеристика межполушарной асимметрии транскортикальных ответов проекционных и ассоциативных зон коры //Физиол. журн. СССР.- 1986.- 72, №3.- С. 280-289.
 136. Стафехина В.Е. Влияние электрической стимуляции гиппокампа и неокортекса на нейроны лимбической коры кролика //Нейрофизиология.- 1982.- 14, №3.- С. 270-277.
 137. Хасабов Г.А., Хасабова В.А. Нарушения инструментальных пищевых условных рефлексов после удаления лобной и теменной ассоциативной коры у кошек //Ж.высш.нервн.деят. – 1984. – 34, №2. С. 243-250.
 138. Волошин М.Я., Прокопенко В.Ф., Гончар Ю.А. Электрофизиологические исследования нисходящих влияний поля 5 ассоциативной коры головного мозга кошки на нейроны вентропостеролатерального ядра таламуса //Нейрофизиология.- 1986.- 18, №2.- С. 269-273.
 139. Полякова А.Г., Базиян Б.Ч. Характер распределения специфических посылок разной модальности по ассоциативной теменной области коры кошки //Бюл.эксперим.биол. и мед. – 1985. – 100, №11. – С. – 522-536.
 140. Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. – Л.: Изд-во Наука, 1976. – 256 с.
 141. Туркин В.В. Реакции нейронов теменной ассоциативной коры на звуковое раздражение до и после аппликации нембутала на слуховую кору //Физиол. ж. – 1986. – 32, №2. – 235 с.
 142. Беленков Н.Ю., Горева О.А., Сосенков В.А., Щербаков В.И. Значение ассоциативных теменных областей коры больших полушарий в компенсации нарушенных мозговых функций //Ж. высш. нервн. деят. – 1973. – 23, №6, - С. 1149-1157.
 143. Воронин Л.Л., Эзрохи В.Л. Мультисенсорная конвергенция на нейронах моторной коры ненаркотизированной кошки //Нейрофизиология.- 1971.- 3.- №6.- С.563-573.
 144. Ханаева З.С. О проекции передних бугров четверохолмия на кору больших полушарий головного мозга у кошки //Сообщ. АН Груз.ССР. – 1977. – 85, №2. – С. 429-432.
 145. Силаков В.Л., Обухова Г.П., Сенаторов В.В. Пластичность структурной и функциональной организации зрительно-ассоциативных центров мозга //Ассоциативные системы мозга.- Л., 1985.- С. 165-171.
 146. Кулланда К.М. Вторичные биоэлектрические реакции коры больших полушарий //Основные вопросы электрофизиол. центр. нервн. системы. Изд-во АН СССР, Киев.- 1962.- С. 110-139.
 147. Корст Л.О. Опухоли теменных долей мозга (клиника и диагностика).- М.: Медицина. – 1964. – 287 с.
 148. Шевченко Н.И. Морфо-функциональная характеристика ассоциативных связей теменной ассоциативной коры головного мозга кошки.- Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Донецк, 1980.- С. 3-27.
 149. Бусель Б.И., Молдаван М.Г. Активность нейронов моторной коры кошки при условном рефлексе изменения позы //Нейрофизиология. – 1983. – 15, №6. – С. 580-588.
 150. Глезер В.Д., Праздникова Н.В., Фирсов А.А., Яковлев В.В. Роль теменной и нижневисочной области коры больших полушарий в зрительном восприятии //Ассоциатив. Системы мозга. – Л.: 1985. – С. 159-165.
 151. Jones E.S. Coulter J. D., Hendry S. H. Intracortical connectivity of architectonic fields in the somatic sensory, motor and parietal cortex of monkeys //J.Comp.Neurol. – 1978. – 181, №3. – P. 291-348.
 152. Sasaki K., Oka H., Matsuda Y., et al. Electrophysiological studies of the projections from the parietal association area to the cerebellar cortex //Exp. Brain Res. – 1975. – 23, №1. - P/91-102/
 153. Blum B. Posterior parietal manipulation reach neurons with and without visual responsiveness, modifications of their unitary responses by LP pulvinal free-conditioning stimulation // Behav. Brain Res.- 1985.- 16.- №2-3.- P. 187.

-
154. Petrek J., Kulikov G.A. Interection of shortlatency cortical responses to somatosensory and acoustic stimuli in anterior part of middle suprasylvian gyrus of cat's brain // *Activ. nerv. Super.*- 1983.- 25, №4.- P. 247-255.
155. Waters R.S., Favorov O., Asanuma H. Physiological properties and pattern of projection from the anterior bank of ansate sulcus to the motor cortecs area 4, in the cat // *Exp. Brain Res.*- 1982.- 46.- P.403-412.
156. Zarzecki P., Strick P.L., Asanuma H. Input to primate motor cortex from posterior parietal cortex (area 5). II identification by antidromic activation // *Brain Res.*- 1978.- 157.- №2.- P. 331-335.

Коренюк І.І., Колотилова О.І. Морфофункціональна організація інтегративної діяльності тім'яної асоціативної кори (поля 5 і 7) // *Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія“.* – 2008. – Т. 21 (60). – № 2. – С. 55-91.

Здійснено комплексний аналіз літературних і особистих даних про структурно-функціональну організацію тім'яної асоціативної ділянки (поля 5 та 7).

Ключові слова: тім'яна асоціативна кора, нейрони входу, виходу, інтернейрони внутрішньокіркових нейронних ланцюгів, конвергенція.

Koreniuk I.I., Kolotilova O.I. The morphofunctional organization of integrative action of the parietal associative cortex (5 and 7 fields) // *Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry».* – 2008. – V.21 (60). – № 2. – P. 55-91.

The complex analysis of literary and own facts about the structurally-functional organization one of associative zones neokortex, namely parietal associative area (5 and 7 fields) is lead.

Keywords: parietal associative cortex, input neurons, output neurons, interneurons of intracortical neuron circuits, convergence.

Пост упила в редакцію 20.05.2008 г.
